АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 56

6

ИЮНЬ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1971

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 56 (1971) № 6

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Е. Г. Бобров, П. А. Генкель, М. М. Голлербах, П. М. Жуковский, О. В. Заленский, Л. В. Кудряшев, Е. М. Лавренко (главный редактор), *Д. В. Лебедев, Г. Г. Левин* (секретарь), *С. Ю. Липшиц, Б. Н. Норин* (зам. главного редактора), *В. М. Понятовская, Т. А. Работнов* (зам. главного редактора), *В. И. Разумов, Л. Е. Родин, В. П. Савич,* *С. Я. Соколов*, *В. Б. Сочава, В. В. Суворов, А. Л. Тахтаджян, Б. А. Тихомиров, А. И. Толмачев, Н. В. Турбин, С. Н. Тюремнов, Ан. А. Федоров, М. С. Яковлев* (зам. главного редактора).

EDITORIAL BOARD

E. G. Bobrov, An. A. Fedorov, P. A. Henckel, M. M. Hollerbach, L. V. Kudryashov, E. M. Lavrenko (Editor-in-Chief), *D. V. Lebedev, H. G. Levin* (Secretary), *S. J. Lipschitz, B. N. Norin* (Associate Editor), *V. M. Poniatovskaja, T. A. Rabotnov* (Associate Editor), *V. I. Razumov, L. E. Rodin, V. P. Savicz, V. B. Soczava,* *S. Y. Sokolov*, *V. V. Suvorov, A. L. Takhtajan, B. A. Tikhomirov, S. N. Tiuremnov, A. I. Tolmatchev, N. V. Turbin, M. S. Yakovlev* (Associate Editor), *O. V. Zalensky. P. M. Zhukovsky.*

Адрес редакции Ботанического журнала:
Ленинград, 199164, Менделеевская лин., 1,
Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. редакцией *М. П. Тулина.* Технический редактор *Г. А. Смирнова.*
Корректоры *Г. М. Гельфер* и *З. В. Гришина*

Сдано в набор 12/III 1971 г. Подписано к печати 31/V 1971 г. Формат бумаги 70×108 1/16.
Печ. л. 10 + 2 вкл. (1/4 печ. л.) = 14 усл. печ. л. Бум. л. 5 1/8. Уч.-изд. л. 14.35. Тип. зак. 148.
М-27357. Тираж 2601.

1-я тип. издательства «Наука». Ленинград 199034, 9 линия, д. 12

УДК [581.524.44 : 631.175] 51 : 621.72

А. Лайск, Х. Молдау, Т. Нильсон, Ю. Росс и Х. Тооминг

О МОДЕЛИРОВАНИИ ПРОДУКЦИОННОГО ПРОЦЕССА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

С 8 рисунками

A. LAISK, H. MOLDAU, T. NILSON, J. ROSS AND H. TOOMING.
ON THE MODELLING OF THE PRODUCTIVE PROCESS OF THE PLANT COVER

В статье дается обзор современного состояния математического моделирования продукционного процесса растительного покрова (РП). Описывается модель радиационного режима РП, продуктивности, роста и количественного учета адаптации растений к свету и водному дефициту, разработанная авторами в последние годы.

Введение

В геоботанических исследованиях все чаще (см., например, Odum, 1959, 1962) подчеркивается необходимость наряду с описанием структуры растительного покрова (РП) ставить и экологические исследования, направленные к пониманию функционирования и количественному описанию отдельных структур и закономерностей, по которым формируется то или другое сообщество.

Изучение причинных связей в функционировании растительных сообществ является сложной задачей; растительное сообщество является саморегулирующейся системой со сложными нелинейными связями как между растениями и средой, так и между отдельными растениями и между отдельными органами одного растения; для этой системы также характерно большое количество обратных связей, различные константы времени отдельных связей и т. д. В сообществе требования к среде и функции отдельных популяций переплетаются, проявляются фитоценотические соотношения между популяциями, в результате чего синэкологические закономерности иногда могут быть до неузнаваемости затушеваны и не отличимы от аутоэкологических (Ellenberg, 1953). Среда в таком растительном сообществе в значительной степени создается самими растениями, причем совместно могут расти только виды, взаимно согласованные в отношении требований к среде. Явление это достаточно сложное, и нельзя надеяться на успех в понимании жизненных функций растительного сообщества в целом, если изучать только отдельные его стороны, если заниматься только накоплением и систематизированием материала, взятого из природы, либо только лабораторными исследованиями отдельных сторон жизнедеятельности растений, либо только математическим описанием системы на эмпирическом уровне. Перспективны лишь комплексные исследования с привлечением экологических, биогеофизических, физиологических, биохимических, математических и других методов и создание на основе экспериментальных данных общей логической схемы и количественной теории продуктивности и функционирования растительного сообщества. На этом пути важное место принадлежит математическому моделированию продукционного процесса РП.

Ввиду сложности задачи моделирование на первом этапе должно охватывать лишь самые существенные процессы и взаимосвязи, пренебрегая второстепенными аспектами. С другой стороны, модель должна качественно и количественно охватывать сущность основных процессов, интегрируя результаты дифференциальных исследований в общую логическую схему. Создание такой схемы позволяет обнаруживать отсутствующие или слабо изученные связи и тем самым стимулировать изучение более конкретных разделов. Математическое моделирование позволяет, кроме описания существующих в природе систем, провести и «мысленные эксперименты» с несуществующими системами в целях понимания направления развития РП.

С другой стороны, нельзя преувеличивать роль математического моделирования в понимании функционирования РП. Недостатками его являются прежде всего примитивность, невозможность учета всех факторов, действующих в природе, математические трудности в создании сложных моделей и самое важное — недостаточный уровень наших знаний на современном этапе.

Основы количественной теории продуктивности растительного покрова

Основные принципы и положения для построения теории продуктивности растительного покрова сформулированы в ряде работ (Blackmann, 1895; Boysen-Jensen, 1932; Иванов, 1941; Ничипорович, 1956, 1966; Будаговский и др., 1964; Росс, 1965; Будаговский, Росс, 1966). Попытка изобразить блок-схему продукционного процесса сделана в работе Росса (1965).

Усовершенствованная блок-схема изображена на рис. 1. Согласно этой схеме, основой продуктивности служат четыре физиологических процесса. Схема снабжения продуцирующей системы энергией указана на блок-схеме волнообразными линиями.

Источником энергии для продукционного процесса является солнечная радиация, поглощаемая в основном листьями. Преимущественная доля поглощенной радиации идет на поддержание транспирации и на конвективный теплообмен. Меньшая доля (1—15%) лучистой энергии идет на фотосинтез. При взаимодействии радиационного и водного режимов и конвективного теплообмена формируется температурный режим растений, являющийся существенным регулятором для основных процессов продуктивности. Вторым важным регулятором является сама радиация: ее спектральный состав, длина дня, пространственная структура радиационных потоков и т. д. Регулирующие связи на блок-схеме указаны прерывистыми линиями.

Движения веществ на рис. 1 указаны непрерывными линиями.

Для большей наглядности на рис. 1 не изображены каналы обратной связи, из которых прежде всего следует отметить следующие.

1. Растительный покров по мере своего роста все в большей степени оказывает свое взаимное влияние на характеристики внешней среды, от которых зависят процессы продуктивности. В результате этого в РП образуется свой экоклимат, отличающийся от микроклимата данной местности, лишенной растительности. Эта обратная связь оказывает наибольшее влияние на радиационный режим РП — радиация быстро ослабляется с глубиной и приводит к возникновению ярусности РП и к соответствующей адаптации растений в целях наилучшего использования солнечной радиации.

2. По мере роста растений увеличивается расход энергии и фитомассы для поддержания структуры и жизнедеятельности самого растения. Поэтому все больше созданных в процессе фотосинтеза ассимилятов расходуется на дыхание и уменьшается относительная скорость роста. Когда суммарный фотосинтез и дыхание становятся равны — рост прекращается. Это условие является одной из причин, определяющих размеры растений отдельных видов.

3. По мере роста и развития растительного покрова увеличивается конкуренция между отдельными растениями. Поскольку основная борьба идет за радиацию и воду, то эта обратная связь диктует темп роста надземной части растения в высоту и распределение корневой системы в почве, а также имеет существенное формообразующее значение.

Для математического моделирования продуктивности РП должны быть известны следующие типы закономерностей.

1. Вертикальные профили радиации, температуры, концентрации CO_2, влажности и ветра над и внутри РП. Эти профили формируются в результате взаимодействия между элементами РП и внешней среды и они определяются либо из эксперимента, либо рассчитываются из уравнений энерго- и массообмена, если геометрическая структура РП и метеорологические условия над РП заданы.

2. Закономерности энерго- и массообмена между элементами растений и внешней среды, в частности диффузионные процессы движения углекислого газа и водяного пара.

3. Зависимость основных физиологических процессов продуктивности от внешних и внутренних параметров.

Первый круг вопросов является предметом экометеорологии, второй — суть биофизики растений, третий — физиологии растений.

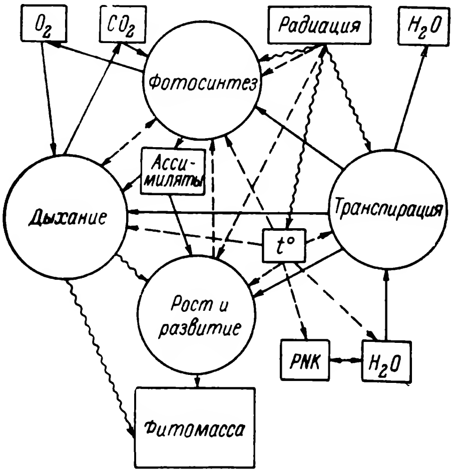


Рис. 1. Блок-схема продукционного процесса.

Из этих звеньев, с учетом видового состава, размещения, геометрической структуры и общеклиматических условий, должна быть составлена математическая модель продуктивности РП.

Для меры продуктивности РП предложено много показателей (Kozlovsky, 1968). В настоящей статье в качестве меры продуктивности РП принимается прирост сухой фитомассы РП с единицы поверхности земли за единицу времени. В работах по экологии растений продуктивность РП выражается в тоннах растительной массы с гектара в год. Эффективность работы продуцирующей системы характеризуется коэффициентом полезного действия (к. п. д.) солнечной радиации в процессе накопления биомассы η, определяемой формулой $\eta = \frac{C\Delta M}{\Sigma Q}$, где ΔM — прирост фитомассы РП в течение интервала времени $\Delta\tau$, ΣQ — количество поглощенной РП фотосинтетически активной радиации (ФАР) в течение $\Delta\tau$, C — средняя калорийность фитомассы ΔM. При заданных условиях внешней среды более эффективным продуцентом является растение, имеющее более высокий η.

Солнечная радиация как фактор продуктивности

Среди факторов внешней среды существенным, но одновременно и наиболее изменчивым является солнечная радиация как энергетический источник процесса фотосинтеза.

Весь спектр солнечной радиации можно разделить на следующие области, различно влияющие на жизнедеятельность растений: ультрафиолетовую (290—380 нм), оказывающую фотоморфогенетический эффект, фотосинтетически активную радиацию (ФАР) (380—710 нм), дающую фотосинтетический, фотоморфогенетический и тепловой эффекты, близкую инфракрасную радиацию (БИКР) (710—4000 нм), дающую фотоморфологический и тепловой эффекты, и инфракрасную радиацию (свыше 4000 нм), оказывающую тепловой эффект.

Количество и распределение по ярусам в РП поглощенной радиации различных спектральных интервалов определяется, с одной стороны, падающей радиацией и, с другой стороны, оптико-геометрическими параметрами самого РП. Растительность деформирует структуру падающей на него радиации сложнейшим образом и создает в различных ярусах РП различные условия освещенности. Для лучшего понимания закономерностей ослабления солнечной радиации в РП удобно различать три следующие составляющие радиационного поля в РП (Росс и Нильсон, 1968а): 1) прямая радиация Солнца, проникающая через просветы между фитоэлементами (листьями, стеблями, цветками и т. д.); 2) рассеянная радиация неба, пропущенная растительностью через просветы; 3) дополнительное радиационное поле — радиация, отраженная от фитоэлементов и почвы или пропущенная через фитоэлементы.

При погружении в более глубокие слои РП доля просветов уменьшается, т. е. уменьшается доля площади, освещенной прямыми лучами солнца, и часть неба, которая «видна» листьям этого яруса. В то же время интенсивность радиации и ее спектральный состав в просветах практически не меняются, за исключением только глубоких слоев, где уже появляются значительные полутени и интенсивность радиации в просветах падает.

Доля просветов (степень сомкнутости) на некотором уровне в РП и в некотором направлении $r = \vartheta, \varphi$ определяется углом наклона ϑ и азимутом φ направления r и геометрической структурой РП — количеством и характером пространственного распределения фитоплощади, находящейся выше исследуемого уровня. Геометрическую структуру РП можно охарактеризовать вертикальным распределением фитоплощади и пространственной ориентацией фитоэлементов (Росс и Нильсон, 1966а, б). Теоретическими и экспериментальными исследованиями установлено, что убывание доли просветов $a(L, r)$ в фиксированном направлении r с глубиной L, измеренной в единицах относительной фитоплощади, можно описать экспоненциальной зависимостью (Росс и Нильсон, 1965; Росс и Тооминг, 1968):

$$a(L,\ r) = \exp\left[-K(r)L\right], \tag{1}$$

где $K(r)$ — коэффициент, зависящий от направления r и учитывающий пространственную ориентацию фитоэлементов, а также характер расположения отдельных фитоэлементов в пространстве. При случайном распределении фитоэлементов $K(r) = G(r)/\cos\vartheta$, где $G(r)$ — средняя проекция единичной фитоплощади в направлении r. Например, при горизонтальной ориентации фитоэлементов $G = \cos\vartheta$, при вертикальной $G = \frac{2}{\pi}\sin\vartheta$, при равномерной ориентации $G = 1/2$ и т. д.

Измерениями пропускания прямой радиации Солнца и методом точечных квадратов (Warren, 1965) обнаружен в ряде посевов сельскохозяйственных культур так называемый эффект уплотнения, вследствие чего реальные РП пропускают прямую радиацию в большей степени, чем теоретически ожидается при предположении случайного распределения фитоэлементов; в некоторых случаях обнаружен и противоположный эффект — регулярность. Эти эффекты можно в некоторой степени учитывать и в теоретических формулах (Nilson, 1971). Иллюстрирует вышесказанное рис. 2, из которого видно влияние пространственной ориентации и распределения фитоэлементов на долю просветов и тем самым на пропускание прямой радиации.

Имея в своем распоряжении данные о доле просветов для всех исследуемых глубин L в РП и для всех направлений из верхней полусферы, можно вычислить различные характеристики первых двух составляющих суммарного поля радиации в РП (Росс и Нильсон, 1968б), например долю фитоплощади, освещенной прямыми лучами Солнца, вертикальные профили среднего нисходящего потока прямой радиации Солнца и рассеянной радиации неба и т. д.

Значительно сложнее обстоит дело с третьей составляющей — с дополнительным радиационным полем, зависящим также и от оптических свойств фитоэлементов. Радиация различных спектральных участков дополнительного поля ослабляется уже различно благодаря селективному поглощению энергии зелеными фитоэлементами.

Теоретический подход к дополнительному полю радиации в РП основывается на решении уравнения переноса радиации (Росс, 1964б). Коэффициенты этого уравнения зависят от геометрической структуры РП и от оптических свойств фитоэлементов. Дополнительное поле в области ФАР незначительное, поскольку в среднем в области ФАР фитоэлементы поглощают примерно 85% падающей на них радиации. Выяснилось, что можно ограничиться учетом только один раз рассеянной в РП ФАР, многократным рассеянием можно пренебрегать (Росс и Нильсон, 1968б). Зато в области БИКР многократное рассеяние играет уже существенную роль (поглощается 10—15% от падающей на фитоэлемент радиации).

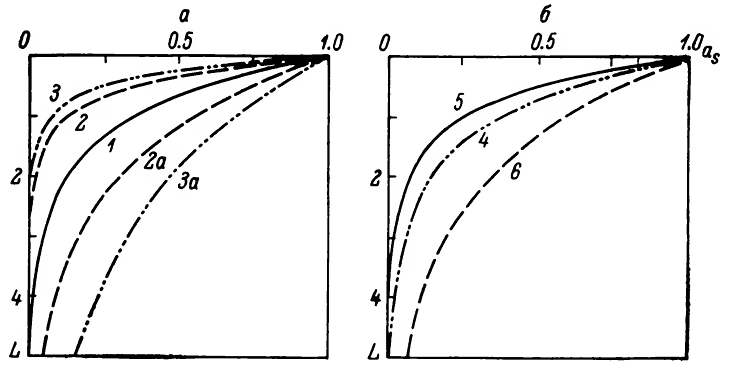


Рис. 2. Зависимость доли просветов a_s (коэффициента пропускания прямой радиации) от относительной площади фитоэлементов L при различной геометрической структуре РП и при различной высоте Солнца $h_{\odot}$.

а — различные пространственные ориентации фитоэлементов: 1 — горизонтальная ориентация, 2 и 2а — равномерная ориентация при $h_{\odot}=15$ и 60° соответственно, 3 и 3а — вертикальная ориентация при $h_{\odot}=15$ и 60°; б — различное пространственное распределение фитоэлементов: 4 — случайное, 5 — регулярное, 6 — уплотненное распределение.

Суммарное поле радиации в РП получается складыванием всех трех составляющих. При этом выяснилось, что режим ФАР определяется в первую очередь пропусканием прямой радиации Солнца, т. е. геометрической структурой РП. Поэтому суммарный нисходящий поток ФАР при ясной погоде ослабляется в РП по закону, близкому к экспоненциальному, особенно в верхних слоях. Зато режим БИКР определяется в большой степени дополнительным радиационным полем, и ослабление с глубиной в РП потока БИКР происходит значительно медленнее, чем потока ФАР. Потоки интегральной радиации (380—2400 нм), которые обычно измеряются в РП, являются суммой потоков всех монохроматических полей. Довольно хорошим приближением для потока интегральной радиации в РП является разделение его на ФАР и БИКР. Тогда потоки интегральной радиации вычисляются как средние от ФАР и БИКР, взвешенные долями ФАР и БИКР в падающей на РП интегральной радиации (Тооминг, 1966).

Наряду с ослаблением потоков радиации с глубиной в РП изменяется и спектральный состав радиации. В солнечных просветах спектральный состав радиации практически такой же, как у падающей на РП суммарной радиации. В теневых участках в верхних слоях спектральный состав близок к спектральному составу рассеянной радиации неба, в нижних слоях благодаря нарастающей роли дополнительного поля заметно возрастает роль БИКР, в то же время роль синей и красной радиации с глубиной быстро убывает (Лайск, 1964; Нийлиск, 1964).

Для радиационных потоков в РП характерна большая изменчивость как в пространстве, так и во времени. Количество радиации, поглощенное различными листьями одного и того же яруса, может различаться в десятки раз в зависимости от того, освещены ли они прямыми лучами Солнца или нет. Поэтому радиационные характеристики следует рассматривать как случайные величины. Вследствие того, что интенсивность радиации варьирует в РП в широких пределах и что биологические процессы, например фотосинтез, зависят от поглощенной радиации нелинейно, для детальной характеристики радиационного режима РП нельзя ограничиться только средними значениями. Например, для расчета фотосинтеза требуется знание функций распределения освещенностей ФАР по всем направлениям листовых нормалей. Исследование статистической структуры радиационного поля внутри РП показало (Лайск, 1968), что статистическое распределение нисходящих потоков бимодально, причем моды соответствуют областям светлых пятен и тени в РП.

При изучении фотосинтеза и других процессов следует учитывать и временной ход радиации. Временная изменчивость радиационного поля в РП обусловлена регулярными циклами падающей на РП радиации (дневной ход, годовой ход) и нерегулярными изменениями, обусловленными переменной облачностью, перемещением областей светлых пятен и тени в РП при изменении координат Солнца и движением листьев под влиянием ветра. Есть основания предполагать, что даже эти высокочастотные колебания режима солнечной радиации имеют свое влияние на фотосинтез РП. Например, дрожание листьев производит своеобразное осреднение радиационного поля, вследствие чего дисперсия поглощенной ФАР уменьшается и продуктивность увеличивается.

Суммируя вышесказанное, можно сказать, что режим солнечной радиации в РП определяется в большой степени геометрической структурой РП. Оптимальной в смысле возможности максимального фотосинтеза является такая геометрическая структура РП, при которой среднее значение поглощенной ФАР на единицу листовой поверхности максимальное, а дисперсия минимальная, т. е. ФАР распределяется возможно равномерно между листьями (Нильсон, 1968).

Фотосинтез листа

Лист — это важный орган растения, в котором протекает фотосинтез. Идеалом с точки зрения теории продуктивности было бы располагать так называемой «функцией фотосинтеза» — математическим выражением, показывающим значение фотосинтеза листа при любом сочетании всех внешних и внутренних условий. В настоящее время, к сожалению, мы вынуждены ограничиться только самыми простыми функциями, показывающими зависимость интенсивности фотосинтеза от одного переменного при постоянных значениях всех остальных. Наиболее часто употребляемыми «функциями фотосинтеза» листа являются световые кривые газообмена CO_2. Со старением листа происходят медленные изменения формы световой кривой. Прежде всего изменяется максимально возможная интенсивность фотосинтеза, так называемая «высота плато» световой кривой, но, кроме этого, изменяются и интенсивность темнового дыхания и угол наклона кривой при малых интенсивностях освещения. Нашими сотрудниками В. Оя и М. Рахи измерены световые кривые газообмена для листьев гибридной брюквы, имеющих различный возраст (рис. 3). Не следует, однако, думать, что кривые, приведенные на рис. 3, являются постоянными во всех случаях. Если взрослый 8-й лист в верхнем ярусе затеняется на несколько минут от прямых лучей Солнца, например при закрывании Солнца облаками, то плато его световой кривой понижается и через 10—15 минут совпадает с кривой 16-го листа.

Каков же механизм приспосабливания листьев к условиям внешней среды? Чтобы ответить на этот вопрос, мы должны знать, что именно определяет интенсивность фотосинтеза листа.

Широко известно, что при естественных концентрациях CO$_2$ (0.03%) интенсивность фотосинтеза листьев многих видов растений при сильном освещении линейно зависит от концентрации углекислого газа в воздухе (Рабинович, 1953; Gaastra, 1959). Из этого следует, что интенсивность фотосинтеза ограничивается снабжением биохимического аппарата фотосинтеза углеродом. Последнее происходит путем диффузии CO$_2$ из воздуха через устьица в межклеточное пространство (Blackmann, 1895; Brown, Escombe, 1900). Далее CO$_2$ растворяется в воде, содержащейся в клеточных стенках, и диффундирует к хлоропластам.

Важным ограничивающим звеном может быть еще и первая химическая реакция, в которую вступает CO$_2$ в хлоропластах — так называемая реакция карбоксилирования (Maskell, 1928). Интенсивность фотосинтеза определяется суммой всех диффузионных сопротивлений плюс сопротивление карбоксилирования, и все они изменяются при изменениях внешних условий и внутреннего состояния листа.

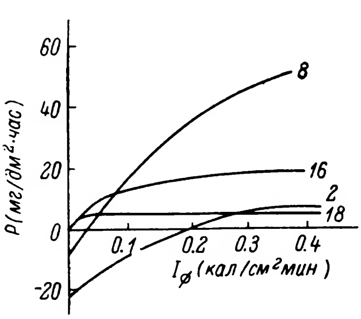


Рис. 3. Световые кривые газообмена CO$_2$ листьев гибридной брюквы.

P — интенсивность газообмена; $I_ø$ — интенсивность освещения ФАР. *Цифры у кривых* — порядковые номера листьев, начиная от самого молодого.

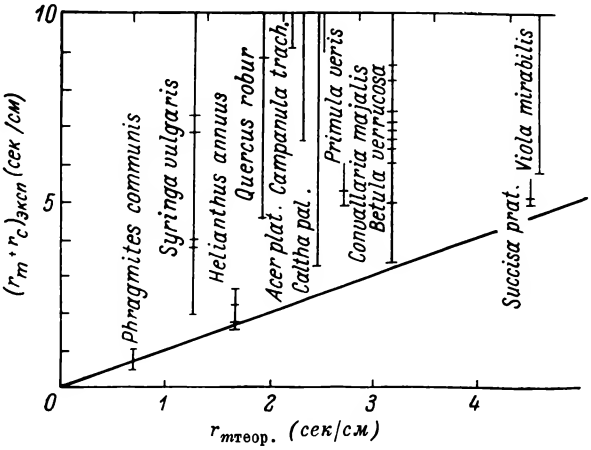


Рис. 4. Сравнение теоретических значений диффузионного сопротивления мезофилла $r_{m теор.}$ с экспериментально полученными значениями суммы сопротивлений мезофилла и карбоксилирования $(r_m+r_c)_{эксп.}$.

Вертикальные линии — возможные пределы изменения $(r_m+r_c)_{эксп.}$; *поперечные черточки* — установившиеся значения для отдельных листьев; *на наклонной линии* теоретические значения совпадают с экспериментальными.

Реакции устьиц широко изучаются (Scarth a. Shaw, 1951а, б; Meidner a. Mansfield, 1965; Pallas, 1966; Lewitt, 1967), но единого мнения в этом вопросе еще не сложилось. Кажется, что механизм действия устьиц является многосторонним и здесь принимают участие как сами замыкающие клетки устьиц, так и клетки эпидермиса и мезофилла; физическая сторона устьичной регуляции газообмена изучается уже со времен Брауна и Эскомба (Brown a. Escombe, 1900; Penman a. Schofield, 1951; Лайск и др., 1970). Анатомическое строение листа — толщина листа, размеры клеток, расчлененность паренхимы, распределение хлоропластов в клетках — оказывает влияние на интенсивность фотосинтеза через диффузионное сопротивление мезофилла.

Важное регуляторное значение принадлежит и химическому сопротивлению карбоксилирования. Мы сравнивали (рис. 4) рассчитанные по анатомическим данным значения диффузионного сопротивления мезофилла с экспериментально определенной суммой сопротивлений мезофилла и карбоксилирования (Лайск и др., 1970). Оказывается, что эти два значения совпадают только в редких случаях. В большинстве случаев сопротивление карбоксилирования заметно подавляет интенсивность фотосинтеза.

Выше не были рассмотрены химические пути регуляции фотосинтеза (Мокроносов, 1966), но и без этого ясно, что более или менее точный математический учет одновременно всех регуляторных процессов является весьма трудным. Поэтому в общей теории продуктивности неизбежно придется пользоваться полуэмпирическими формулами, отражающими лишь приближенно взаимосвязи между жизненными процессами растений.

Дыхание и его связь с фитосинтезом

В отличие от фотосинтеза дыхание происходит непрерывно во всех органах как на свету, так и в темноте. Наиболее интенсивное дыхание наблюдается в растущих тканях молодых листьев, в камбии, в меристеме кончиков корней и ствола. Основная часть освобожденной при этом энергии используется в процессах синтеза, а некоторая доля неизбежно уходит в виде тепла, так как ни один процесс не осуществляется со стопроцентным к. п. д.

Физиологическими и биохимическими исследованиями установлена тесная взаимосвязь между фотосинтезом и дыханием, но многие аспекты этой связи, так же как самих процессов фотосинтеза и дыхания, неизвестны. В настоящее время в физиологии растений различаются по крайней мере два вида дыхания. Первый из них — темновое дыхание — происходит в темноте во всех органах растений, второй — световое дыхание — только в фотосинтезирующих органах, и оно сопряжено с фотосинтезом. Чем интенсивнее фотосинтез, чем меньше сопротивление карбоксилирования, тем интенсивнее и световое дыхание (Лайск и др., 1970). Световое дыхание связано с гликолатным метаболизмом растений (Zelitch, 1964). Для некоторых видов *Zea*, *Sorghum*, *Paspalum*, *Axonopus*, *Digitaria*, *Chloris*, *Eragrostis* показано наличие особого пути восстановления углерода, отличающегося от обычного цикла Кальвина (Hatch и др., 1967). Установлено также, что у многих из этих растений отсутствует световое дыхание (El-Sharkawy и др., 1967), что заметно повышает их продуктивность. В фотосинтезирующих органах при наличии света темновое дыхание подавлено. Вследствие сложности явления и недостаточной информации моделирование суточной динамики дыхания весьма затруднено. Поэтому для таких моделей продуктивности, где исследователь оперирует с отрезками времени больше суток, нами предложен (Тооминг, Нильсон, 1967; Тооминг, 1968а; Росс и Бихеле, 1969) другой, экологический подход при учете дыхания, основывающийся на энергетических представлениях.

На основе наличия взаимосвязи между фотосинтезом и дыханием есть основание полагать, что между этими процессами имеется тесное энергетическое соотношение, так как потребность в определенном количестве энергии дыхания диктуется интенсивностью процесса фотосинтеза и сложностью структур фотосинтетического аппарата листьев растений. От энергетической взаимосвязи фотосинтеза и дыхания зависит продуктивность растения в целом. Чем меньше затрачивается энергии на дыхание в процессе накопления биомассы, тем выше к. п. д. растения. Энергетическая эффективность этой взаимосвязи определяется, по-видимому, наследственным кодом данного вида и регулируется в определенных пределах внешними условиями среды.

При математическом моделировании дыхания и его связи с фотосинтезом дыхание разделяется на 1) дыхание, связанное с поддержанием структур органов растений, и 2) дыхание, связанное с передвижением веществ, фотосинтезом и созданием новых структурных единиц. В наших работах (Tooming, 1967; Тооминг и Нильсон, 1967) высказано предположение, что дыхание, связанное с поддержанием структуры органов растений — R_{1j}, тем сильнее, чем выше фотосинтетическая активность растений. Последняя характеризуется максимальным фотосинтезом при световом насыщении — k.

Вторую часть дыхания, связанную с количеством образуемых ассимилятов и с ростом листьев и других органов растения — R_{2j}, считаем пропорциональной интенсивности фотосинтеза — Ф. Таким образом, интенсивность дыхания всего растения будет суммой:

$$R=\sum_j (R_{1_j}+R_{2_j})=\sum_j (c_{1_j}k+c_{2_j}\Phi). \qquad (2)$$

Коэффициенты c_{1_j} и c_{2_j} являются видовыми характеристиками растений. Они также зависят от температуры. Экспериментальных данных о c_{1_j} и c_{2_j} для отдельных органов растений еще мало. Таким образом, учет дыхания при математическом моделировании в настоящее время весьма косвенный и неточный, и на основе новых экспериментальных данных предложенная экологическая схема учета дыхания может измениться.

Моделирование роста

Для более детального изучения количественного роста растение разделяется на отдельные органы.

Количественно рост j-го органа определяется его приростом $\frac{\Delta m_j}{\Delta\tau}$, где Δm_j — увеличение сухой фитомассы j-го органа в течение времени $\Delta\tau$. Прирост сухой фитомассы всего растения $\frac{\Delta M}{\Delta\tau}$ является суммой прироста отдельных органов, т. е. $\frac{\Delta M}{\Delta\tau}=\sum_j \frac{\Delta m_j}{\Delta\tau}$. Прирост j-го органа $\frac{\Delta m_j}{\Delta\tau}$ определяется прежде всего двумя факторами: суммарным приростом всего растения $\frac{\Delta M}{\Delta\tau}$ и законом распределения ассимилятов между отдельными органами. Для количественного описания роста растений по отдельным его органам Ю. Россом (1966, 1967) предложена система дифференциальных уравнений, в которых центральное место занимают так называемые «ростовые матрицы», характеризующие закономерности обмена «свежих» и «старых» ассимилятов между отдельными органами. В упрощенном случае, если основными фотосинтезирующими органами являются листья, вместо ростовых матриц рассматриваются ростовые функции: a_j для периода вегетативного роста и b_j для периода репродуктивного роста. Уравнение роста для j-го органа записывается в виде

$$\frac{\Delta m_j}{\Delta\tau}=a_j\frac{\Delta M}{\Delta\tau}+Mb_j. \qquad (3)$$

В период вегетативного роста $b_j\sim 0$ и $\frac{\Delta m_j}{\Delta\tau}=a_j\frac{\Delta M}{\Delta\tau}$. Из последнего выражения вытекает и смысл функции a_j вегетативного роста; a_j определяет, какая доля из прироста всего растения $\frac{\Delta M}{\Delta\tau}$ в данный момент времени приходится на прирост j-го органа.

Так как в течение онтогенеза развитие отдельных органов идет поразному, то $a_j(\tau)$ изменяется со временем.

Прирост всего растения $\frac{\Delta M}{\Delta\tau}$ определяется уравнением роста в виде

$$\frac{\Delta M}{\Delta\tau}=K_F\Phi-K_R R-V, \qquad (4)$$

где Ф, R и V соответственно суммарный фотосинтез, дыхание и опад всего растения за единицу времени, а K_F и K_R — коэффициенты для перехода от единиц фотосинтеза и дыхания к единицам прироста. Ростовые функции $a_j(\tau)$ и $b_j(\tau)$ являются важными характеристиками продукционного процесса, так как они содержат информации о начале и конце вегетации, об отдельных этапах онтогенеза, об «архитектуре» растений и динамике ее формирования и т. д. Ростовые функции также взаимосвязаны. Так, например, должно быть соответствие между функциями вегетативного роста листьев a_1 и корней a_4. Растения, растущие в трудных условиях водоснабжения, имеют большее соотношение $\frac{a_4}{a_1}$, чем растения в оптимальных условиях.

В качестве примера на рис. 5 изображены ростовые функции a_j для посева кукурузы. Рассмотрение этого рисунка показывает, что существует определенный ритм роста отдельных органов растений, общие закономерности которого характерны для многих однолетних растений.

Моделирование продуктивности

При математическом моделировании продуктивности исходят из блок-схемы, изображенной на рис. 1. Ввиду многосторонности и сложности проблемы отдельные авторы рассматривали задачу и ее отдельные аспекты в различной степени детализации, причем больше всего внимания было уделено расчету фотосинтеза РП в зависимости от метеорологических факторов. В первых работах по математическому моделированию фотосинтетической деятельности РП главное внимание было обращено на учет радиации (Monsi a. Saeki, 1953; Davidson a. Philip, 1958; Saeki, 1960; Kuroiwa a. Monsi, 1963; Росс, 1964, а, б, 1965); в ходе дальнейшего развития теории сделаны попытки учесть и влияние геометрической структуры РП (Росс и Бихеле, 1968; Kuroiwa, 1968а, б, в), режимов CO_2 и турбулентного обмена (Будыко и Гандин, 1964, 1965, 1966), температуры (Wit de, 1966; Idso a. Baker, 1967, 1968; Kuroiwa, 1968б), диффузионных сопротивлений листа и транспирации (Chartier, 1966а, б, 1967); адаптации к свету и взаимосвязи между фотосинтезом и дыханием с применением вариационного анализа (Тооминг и Нильсон, 1967; Тооминг, 1968а, б, 1969а, б); начаты также расчеты суточного и вегетационного хода фотосинтеза и продуктивности РП (Monteith, 1965; Wit de, 1965; Duncan и др., 1967; Idso a. Baker, 1967, 1968).

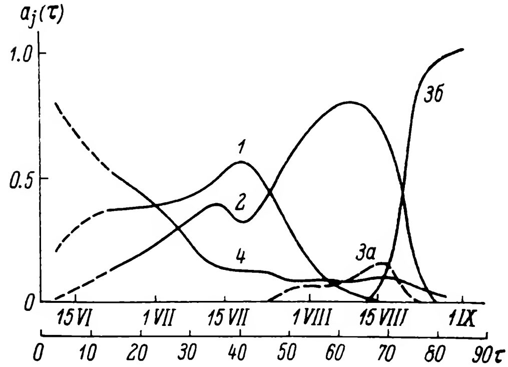


Рис. 5. Ростовые функции $a_j(\tau)$ посева кукурузы, Эстония, 1966 г.

1 — листья; *2* — стебель; *3а* — метелка; *3б* — початки; *4* — корни.

Расчет продуктивности ведется по трем основным этапам. Первый этап заключается в расчете фотосинтеза и дыхания всего РП для короткого промежутка времени, например для часа. Для этой цели РП разделяется на определенное число горизонтальных слоев. В каждом слое рассчитывается фотосинтез различно ориентированных листьев и других фотосинтезирующих органов с учетом конкретных условий радиации, температуры, концентрации CO_2 и других факторов внешней среды. Таким же образом рассчитывается дыхание. Фотосинтез и дыхание всего РП определяются путем суммирования результатов отдельных слоев, учитывая вертикальные профили метеорологических факторов внутри РП, а также изменение физиологических параметров листьев по высоте в связи с адаптацией и с возрастом.

Второй этап заключается в расчете суточных значений фотосинтеза и дыхания РП по отдельным видам и по отдельным органам растений с учетом суточной динамики как факторов внешней среды, так и биологических характеристик фотосинтеза дыхания.

Математически определение суточной продуктивности РП P_c означает двухкратное интегрирование по глубине РП L и по времени τ, т. е.

$$P_c=\int\limits_0^{\tau_0} d\tau \int\limits_0^{L_0} (K_F\Phi_K - K_R R_K) dL, \tag{5}$$

где Φ_K и R_K означают соответственно суммарный фотосинтез и дыхание горизонтального слоя РП с единичной толщиной, L_0 — глубину РП в единицах относительной площади фитомассы.

Третий этап заключается в расчете фитомассы отдельных видов и органов растений путем решения уравнений роста (Росс, 1967) с учетом изменения погодных условий в течение вегетационного периода, а также с учетом онтогенетических изменений биологических характеристик растений. В настоящее время вышеизложенная схема расчета является скорее программой работ, чем пройденным этапом, причем основное внимание уделяется уточнению и изучению выражения (5). Последнее применимо не только для расчета продуктивности при заданных исходных данных, с его помощью можно проанализировать также влияние тех или иных факторов на продуктивность и оценивать их роль в продукционном процессе.

Если исходить из предположения, что в ходе адаптации растительное сообщество стремится к максимальной продуктивности для данных условий среды, то можно постулировать общую вариационную задачу (Tooming, 1967; Тооминг и Нильсон, 1967; Тооминг, 1968а, б)

$$P_c=\int\limits_0^{\tau_0} d\tau \int\limits_0^{L_0} (K_F\Phi_K - K_R R_K)\, dL = \max, \tag{6}$$

решение которой при тех или иных параметрах варьирования может дать ключ к пониманию основных принципов и условий функционирования и формирования РП как оптимальной системы.

В работе Росса и Бихеле (1969) изложена математическая модель для расчета продуктивности P_c. В этой модели листья в горизонтальных слоях разделяются на две категории — теневые и световые листья, находящиеся соответственно в затененных от прямых лучей Солнца участках РП и в световых пятнах. Фотосинтез для этих листьев рассчитывается отдельно с учетом их ориентации относительно Солнца, коэффициента поглощения ФАР и условий падающей на РП радиации. Также принимается во внимание зависимость фотосинтеза от температуры и от концентрации CO_2. При послойном суммировании учтено ослабление радиации и изменение концентрации CO_2 внутри РП, а также изменение характеристик фотосинтеза листа в связи с возрастом и адаптацией к свету. При расчете фотосинтеза должна быть учтена взаимосвязь между фотосинтезом и дыханием, а также зависимость дыхания от температуры. Расчеты должны быть проведены при различных толщинах РП и в предположении, что водный режим не является лимитирующим фактором.

На рис. 6 и 7 приведены некоторые результаты расчетов, проведенных для одновидового РП. На рис. 6 изображено изменение фотосинтеза, дыхания и продуктивности единичного горизонтального слоя РП с глубиной при $h_\odot=50°$ в случае безоблачного (*а*) и пасмурного (*б*) неба. Рассмотрение рис. 6, *а* показывает, что в случае густого РП вертикально расположенные листья (кривая *4*) обеспечивают более высокую продуктивность, чем горизонтальные листья (кривая *3*), благодаря более равномерному распределению фотосинтеза в отдельных слоях.

Рис. 6 наглядно иллюстрирует решающую роль верхних слоев РП в процессе продуктивности. В большинстве случаев продуктивность слоя $L=0\div2$ составляет 3/4 от продуктивности всего РП.

Результаты расчетов показывают также, что при всех ситуациях освещения оптимальная толщина РП уменьшается при повышении температуры. Но изменение величины максимальной продуктивности имеет при этом более сложный характер. При недостатке радиации повышение температуры сопровождается падением продуктивности. Это объясняется тем, что хотя с увеличением температуры и увеличивается потенциальная возможность фотосинтеза РП, но эта возможность не реализуется из-за недостатка радиации. Усиление дыхания, вызванное повышением температуры, приводит к понижению продуктивности. При хорошем освещении повышению температуры соответствует и увеличение продуктивности, максимум которой одновременно смещается в сторону больших значений L.

Анализ результатов расчета позволяет прийти к следующему общему выводу: любое мероприятие, содействующее увеличению продуктивности РП при заданном оптимальном значении L_0, делает возможным дальнейшее увеличение L_0, что в свою очередь приводит к новому росту продуктивности.

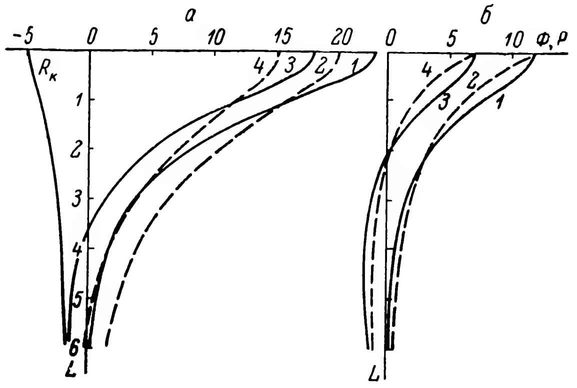


Рис. 6. Зависимость фотосинтеза $Ф_k$ (кривые *1* и *2*), дыхания R_k и продуктивности P_k (кривые *3* и *4*) слоя единичной толщины от глубины L РП ($h_{\odot} = 50°$, $t_L = 15°$).

а — безоблачное небо, $Q_0 = 1.18$ кал см$^{-2}$ мин.$^{-1}$; *б* — пасмурное небо, $Q_0 = 0.16$ кал см$^{-2}$ мин.$^{-1}$. *Кривые 1* и *3* — горизонтальные листья; *кривые 2* и *4* — вертикальные листья.

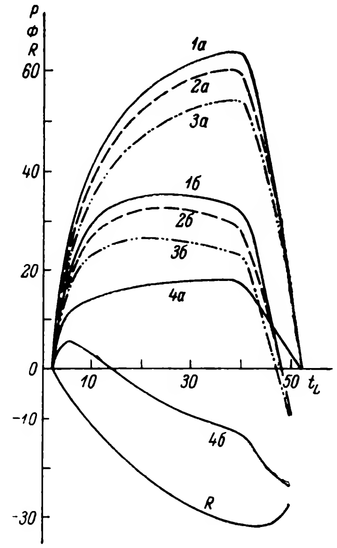


Рис. 7. Зависимость фотосинтеза Ф (кривые *а*), дыхания R и продуктивности P (кривые *б*) РП от температуры t_L при $L_0 = 6$.

1 — вертикальные листья, $h_{\odot} = 50°$; *2* — равномерная ориентация листьев, $h_{\odot} = 50°$; *3* — горизонтальные листья $h_{\odot} = 50°$; *4* — горизонтальные листья, $h_{\odot} = 10°$.

На рис. 7 изображены температурные кривые фотосинтеза, дыхания и продуктивности для высокого и густого РП при различной ориентации листьев. За температурный оптимум принято считать 38° (соответствует оптимуму кукурузы).

Интересным результатом, полученным нами (см. рис. 7), является заметное смещение температурного оптимума продукционного процесса в сторону низких температур по сравнению с температурным оптимумом фотосинтеза и дыхания, причем при понижении фотосинтеза смещение температурного оптимума увеличивается. Кроме того, интервал смещения зависит и от других параметров, определяющих вид кривых Ф и P. Как показывают расчеты, при увеличении площади листьев от $L_0 = 2$ до $L_0 = 6$ $t^{\circ}_{\text{опт.}}$ продуктивности при $h_{\odot} = 50L$ понижается от 33° до 21°.

Скачкообразное изменение кривых Ф и P на рис. 7 обусловлено приближенной аппроксимацией функции Ф (t).

Рис. 7 позволяет сделать некоторые интересные экологические выводы.

Во-первых, если температурная зависимость фотосинтеза и дыхания фитоэлементов РП неизменна, то при изменении других параметров продуктивности (как, например, количества суммарной фитомассы, условий освещения, структуры и т. д.) изменяется температурная зависимость и температурный оптимум продуктивности всего РП.

Во-вторых, при уменьшении прихода ФАР (уменьшение $h_\odot$) температурный оптимум продуктивности падает. Возможно, что здесь проявляется свойство РП сохранять способность к максимальной продуктивности в связи с изменением внешних условий.

В-третьих, при постоянных условиях внешней среды температурный оптимум продуктивности РП смещается в сторону низких температур с увеличением фитомассы РП.

Интересно отметить, что при достаточной радиации температурная зависимость продуктивности слабо выражена вследствие взаимной компенсации фотосинтеза и дыхания. В нашем примере в широком интервале температур от 15 до 40° продуктивность весьма мало зависит от температуры и в первом приближении этой зависимостью можно пренебречь.

Вышеприведенная математическая модель продуктивности растительного покрова разработана для условий, где вода не является лимитирующим фактором. В то же время большинство природных растительных сообществ земного шара, а также сельскохозяйственных фитоценозов постоянно или временно страдают от недостатка влаги. Нами сделана попытка моделировать продуктивность растений в условиях водного дефицита.

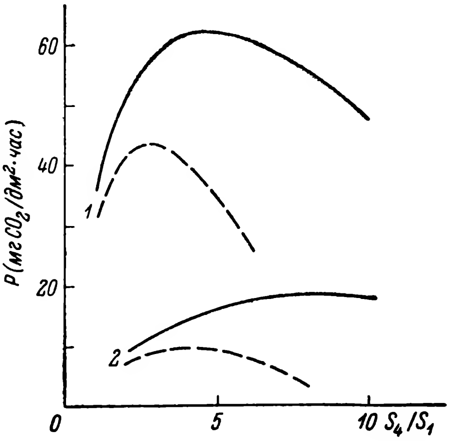


Рис. 8. Зависимость интенсивности фотосинтеза в условиях водного дефицита от отношения площади поглощающих корней (S_4) к площади листьев (S_1).

1 — при высокой влажности окружающей среды; 2 — при низкой влажности окружающей среды. *Непрерывная линия* — растение с низкими затратами на дыхание ($c_i = 0.05$); *прерывистая линия* — растение с более высокими затратами на дыхание ($c_i = 0.10$).

Степень открытости устьиц в условиях водного дефицита определялась, исходя из условий водного баланса растения, с одной стороны, и из принципа максимальной продуктивности (Тооминг и Нильсон, 1967), с другой стороны. Первое условие, гласящее, что за длительный промежуток времени количество воды, транспортируемое через листья, должно равняться входящему в растение через корни, определяет минимально возможное сопротивление устьиц в зависимости от водно-физических свойств воздуха, а также от некоторых характеристик самого растения, в частности от мощности корневой системы. В соответствии с принципом максимальной продуктивности система автоматической регуляции устьиц, каков бы ни был ее конкретный механизм, должна «настраивать» устьица именно на минимальное сопротивление, иначе будет происходить излишняя потеря продуктивности.

Сопротивлением устьиц и мезофилла непосредственно определяется высота плато световой кривой фотосинтеза (Gaastra, 1959). Для поддержания высокого плато в условиях водного дефицита растению выгодно иметь более мощную корневую систему. С другой стороны, увеличение доли нефотосинтезирующих органов приводит к увеличению потерь на дыхание. Следовательно, должно существовать некоторое оптимальное соотношение подземных и надземных органов, дающее максимальную продукцию в данных условиях.

Математическая формулировка этих основных положений позволила получить выражение для фотосинтеза растения в условиях водного дефицита с учетом дыхания в разных органах растения, а также решить вариационную задачу нахождения оптимального соотношения площадей поглощающих корней и листьев растений.

Рис. 8 иллюстрирует зависимость продуктивности, рассчитываемой на единицу площади листа, от отношения площади поглощающих корней S_4 к площади листьев S_1 при низкой (кривые *2*) и при более высокой влажности (кривые *1*) окружающей среды для растений, имеющих низкие (c_i=0.05) и более высокие (c_i =0.10) затраты на дыхание. При низких значениях S_4/S_1 фотосинтез падает из-за малоразвитой корневой системы, при высоких — из-за больших затрат на дыхание. Из данных рис. 8 следует сделать такие два вывода: 1) растения, имеющие высокоэкономичный аппарат дыхания (c_i меньше), более конкурентноспособны в данных условиях водного дефицита, так как они могут развивать более мощную корневую систему; 2) в условиях более сухих местообитаний оптимальными являются более мощные корневые системы.

Заключение

К настоящему времени в математических моделях продукционного процесса из всей совокупности внешних факторов наиболее полно учтена только радиация. Температура и влажность учтены только в самых общих чертах. Включение показателей минерального питания почти полностью дело будущего.

Однако уже сейчас очевидна плодотворность применения методов математического анализа в изучении функциональных свойств растительного мира. Кроме его чисто познавательного значения, математическое моделирование дало уже многое для более рационального планирования экспериментальной работы, уточнило многие наиболее важные параметры и выяснило слабо изученные стороны жизнедеятельности растений. Темпы предстоящих исследований во многом будут зависеть от взаимного понимания и содействия в работе практиков и теоретиков, занимающихся изучением растительных сообществ.

ЛИТЕРАТУРА

Будаговский А. И., А. А. Ничипорович, Ю. К. Росс. (1964). Количественная теория фотосинтеза и ее использование для решения научных и практических задач физической географии. ИАН СССР, сер. географ., 6. — Будаговский А. И. и Ю. К. Росс. (1966). Основы количественной теории фотосинтетической деятельности посевов. В сб.: Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности. — Будыко М. И. и Л. С. Гандин. (1964). Об учете закономерностей физики атмосферы в агрометеорологических исследованиях. Метеорология и гидрология, 11. — Будыко М. И. и Л. С. Гандин. (1965). К теории фотосинтеза в слое растительного покрова. ДАН СССР, 164, 2. — Будыко М. И. и Л. С. Гандин. (1966). Влияние климатических факторов на растительный покров. ИАН СССР, сер. географ., 1. — Иванов Л. А. (1941). Фотосинтез и урожай. Сборник работ по физиологии растений памяти К. А. Тимирязева. — Лайск А. (1964). Спектрофотометр для детального исследования радиационного поля в посевах. В сб.: Исследования по физике атмосферы. — Лайск А. (1968). Статистический характер ослабления радиации в растительном покрове. В сб.: Режим солнечной радиации в растительном покрове. — Лайск А., В. Оя и М. Рахи. (1970). Диффузионные сопротивления листьев в связи с их анатомией. Физиология растений, 17, 1. — Мокроносов А. Т. (1966). Регуляция фотосинтеза. Уч. зап. Уральск. унив., 58. — Нийлиск Х. (1964). Спектральный радиационный режим посева кукурузы и расчет фотосинтетически активной радиации (ФАР). Изв. АН Эст. ССР, сер. физ.-мат. и техн. наук, 13, 3. — Нильсон Т. (1968). Об оптимальной геометрической структуре растительного покрова. В сб.: Режим солнечной радиации в растительном покрове. — Ничипорович А. А. (1956). Фотосинтез и теория получения высоких урожаев. Тимирязевское чтение, XV. — Ничипорович А. А. (1965). О принципах повышения коэффициентов использования энергии солнечной радиации на фотосинтез и формирование урожаев. В сб.: Проблемы современной ботаники, 2. — Ничипорович А. А. (1966). Задачи работ по изучению фотосинтетической деятельности растений как фактора продуктивности. В сб.: Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности. — Рабинович Е. (1953). Фотосинтез. 2. — Росс Ю. (1964а). К математической теории фотосинтеза растительного покрова. ДАН СССР, 157, 5. — Росс Ю. К. (1964б). Математическое моделирование поля фотосинтетически активной радиации (ФАР) в растительном покрове. В сб.: Актинометрия и оптика атмосферы. — Росс Ю. К. (1965). Некоторые вопросы математической теории фотосинтеза растительного покрова. В сб.: Вопросы радиационного режима растительного покрова. — Росс Ю. К. (1966). К математическому описанию роста растений. ДАН СССР, 171, 2. — Росс Ю. (1967). Система уравнений для количественного роста растений. В сб.: Фитоактинометрические исследования растительного покрова. — Росс Ю. и З. Бихеле. (1968). Расчет фотосинтеза растительного покрова. I. В сб.: Фотосинтез и продуктивность растительного покрова. — Росс Ю. и З. Бихеле. (1969). Расчет фотосинтеза растительного покрова. II. В сб.: Фотосинтетическая продуктивность растительного покрова. — Росс Ю. и Т. Нильсон. (1965). Пропускание прямой радиации Солнца сельскохозяйственными посевами. В сб.: Вопросы радиационного режима растительного покрова. — Росс Ю. и Т. Нильсон. (1966а). Вертикальное распределение биомассы в посевах. В сб.: Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности. — Росс Ю. и Т. Нильсон. (1966б). Пространственная ориентация листьев в посевах и методика ее определения. В сб.: Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности. — Росс Ю. К. и Т. А. Нильсон. (1968а). Математическая модель радиационного режима растительного покрова. В сб.: Актинометрия и оптика атмосферы. — Росс Ю. и Т. Нильсон. (1968б). Расчет фотосинтетически активной радиации (ФАР) в растительном покрове. В сб.: Режим солнечной радиации в растительном покрове. — Росс Ю. К. и Х. Г. Тооминг. (1968). Ослабление прямой и суммарной радиации внутри посевов сельскохозяйственных культур и описывающие ее полуэмпирические формулы. В сб.: Актинометрия и оптика атмосферы. — Тооминг Х. (1966). Приближенный метод определения ослабления и отражения ФАР и ближней инфракрасной радиации в посеве кукурузы по измерениям интегральной радиации. В сб.: Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности. — Тооминг Х. (1968а). Адаптация растительных сообществ к интенсивности света и ее математическое моделирование. Журн. общ. биолог., 19, 5. — Тооминг Х. (1968б). Некоторые черты взаимоотношений растений в растительном сообществе в связи с их фотосинтезом. В сб.: Фотосинтез и продуктивность растительного покрова. — Тооминг Х. (1969а). О факторах, определяющих реакцию приспособления растений. В сб.: Вопросы эффективности фотосинтеза. — Тооминг Х. (1969б). О теоретически возможном к. п. д. фотосинтеза с учетом дыхания. В сб.: Вопросы эффективности фотосинтеза. — Тооминг Х. и Т. Нильсон. (1967). Основы энергетической адаптации растительного покрова к свету. В сб.: Фитоактинометрические исследования растительного покрова. — Blackmann F. F. (1895). Experimental researches on vegetable assimilation and respiration; on the paths of gaseous exchange between aerial leaves and the atmosphere. Phil. Trans. Roy. Soc. London, 186. — Boysen-Jensen P. (1932). Die Stoffproduktion der Pflanzen. — Brown H. T. a. F. Escombe. (1900). Static diffusion of gases and liquids in relation to the assimilation of carbon and translocation in plants. Philos. Trans., 193.— Chartier P. (1966a). Etude theorique de la photosynthese globale de la feuille. Compt. Rend. Acad. Sci., 263, 1. — Chartier P. (1966б). Etude theorique de l'assimilation brute de la feuille. Annales physiol. vegetal., 8, 3. — Chartier P. (1967). Lumiere, eau et production de matiere sèche de couvert vegetal. Annales agronomiques, 18, 3. — Davidson Z. L. a. J. R. Philip. (1958). Light and pasture growth. Climatology and Microclimatology. — Duncan W. C., R. S. Loomis, W. A. Williams, R. Hanau. (1967). A model for simulating photosynthesis in plant communities. Hilgardia, 38. — Ellenberg H. (1953). Physiologisches und ökologisches Verhalten derselben Pflanzenarten. Ber. des Bot. Ges., 65. — El-Sharkawy M. A., R. S. Loomis, W. A. Williams. (1967). Apparent reassimilation of respiratory carbon dioxide by different plant species. Physiologia Plantarum, 20, 1.— Gaastra P. (1959). Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature and stomatal diffusion resistance. Meded. Landbouwhogesch. Wageningen, 59(B). — Hatch M. D., S. R. Slack a. H. S. Johnson. (1967). Further studies on a new pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation in sugar-cane and its occurrence in other plant species. Biochem. Journ., 102. — Idso S. B. a. D. G. Baker. (1967). Method for calculating the photosynthetic response of a crop to light intensity and leaf temperature by an energy flow analysis of the meteorological parameters. Agronomy Journ., 59. — Idso S. B. a. D. G. Baker. (1968). The naturally varying energy environment and its effects upon net photosynthesis. Ecology, 49, 2.— Kozlovsky D. G. (1968). A critical evaluation of the trophic level concept. I. Ecological efficiencies. Ecology, 49, 1. — Kuroiwa S. (1968a). A new calculation method for total photosynthesis of a plant community under illumination consisting of direct and diffused light. Proceedings of the Copenhagen symposium of ecosystems. — Kuroiwa S. (1968б). Theoretical evaluation of dry-matter production of a crop canopy under insolation and temperature-climate. Proceedings of the Reading Symposium (1966) on methods in Agroclimatology. — Kuroiwa S. (1968в). Theoretical analysis of light factor photosynthesis in plant communities. (3). Total photosynthesis of a foliage under parallel light in comparison with that under isotropic light condition. Journ. of Agricult. Meteorology, 24, 2. — Kuroiwa S. a. M. Monsi. (1963). Theoretical analysis of light factor and photosynthesis in plant communities. 2. Diurnal

changes of extinction coefficient and photosynthesis. Journ. Agricult. Meteorology, 19, 1. — Lewitt J. (1967). The mechanism of stomatal action. Planta, 74, 2. — Maskell E. J. (1928). Experimental researches on vegetable assimilation and respiration. XVIII. The relation between stomatal opening and assimilation — a critical study of assimilation, rates and parameter rates in cherry laurel. Proc. Roy. Soc., B., 102. — Meidner H. a. T. A. Mansfield. (1965). Stomatal responses to illumination. Biol. Res. Cambridge Philos. Soc., 40, 4. — Monsi M. a. I. Saeki. (1953). Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. Jap. Journ. Bot., 14, 1. — Monteith J. D. (1965). Light distribution and photosynthesis in field crops. Ann. of Botany, 29, 113. — Nilson T. (1971). A theoretical analysis of the frequency of gaps in plant stands. Agric. Meteorol., 8. — Odum E. P. (1959). Fundamentals of ecology. — Odum E. P. (1962). Relationship between structure and function in the ecosystem. Jap. Journ. Ecol., 12, 3. — Pallas J. E. (1966). Mechanisms of guard cell action. Quart. Rev. Biol., 41, 4. — Penman H. L. a. R. K. Schofield. (1951). Some physical aspects of assimilation and transpiration. Symposia of the Society for Experimental Biology, 5. — Saeki T. (1960). Interrelationships between leaf amount, light distribution and total photosynthesis in a plant community. Bot. Mag. Tokyo, 73, 860. — Scarth G. W. a. M. Shaw. (1951a). Stomatal movements and photosynthesis in *Pelargonium*, 1. Effects of light and carbon dioxide. Plant Physiology, 26. — Scarth G. W. a. M. Shaw. (1951б). Stomatal movements and photosynthesis in *Pelargonium*. II. Effects of water deficit and of chlorophorm; photosynthesis in guard cells. Plant Physiology, 26. — Tooming H. (1967). Mathematical model of plant photosynthesis considering adaptation. Photosynthetica, 1, 3—4. — Warren Wilson J. (1965). Stand structure and light penetration. I. Analysis by point quadrats. Journ. Appl. Ecol., 2. — Wit C. T., de. (1965). Photosynthesis of leaf canopies. Agricultural Research Report (Wageningen), 663. — Wit C. T., de. (1966). Photosynthesis of crop surfaces. Advancement of Science, 23, 109. — Zelitch I. (1964). Organic acids and respiration in photosynthetic tissues. Ann. Rev. Plant Physiol., 15.

SUMMARY

This paper reviews the present status of the research-work on the mathematical modelling of the productive process in plant communities.

It deals with the models of the radiation regime, productivity and growth, as well as those of the quantitative treatment of adaptation to radiation and to the water deficit of plants elaborated by the authors during the last few years.

The paper consists of following parts:

1. Fundamentals of the quantitative theory of productivity. 2. Solar radiation in plant stands. 3. Photosynthesis of leaves. 4. Respiration and its relationship with photosynthesis. 5. Modelling of growth. 6. Modelling of productivity. 7. Adaptation to radiation. 8. Adaptation to water deficit.

УДК 581.9 : 582.29 (519.3)

Н. С. Голубкова

К ФЛОРЕ ЛИШАЙНИКОВ МОНГОЛЬСКОЙ НАРОДНОЙ РЕСПУБЛИКИ

С 1 рисунком

N. S. GOLUBKOVA. A CONTRIBUTION TO THE KNOWLEDGE OF THE LICHENOFLORA OF MONGOLIAN PEOPLE'S REPUBLIC

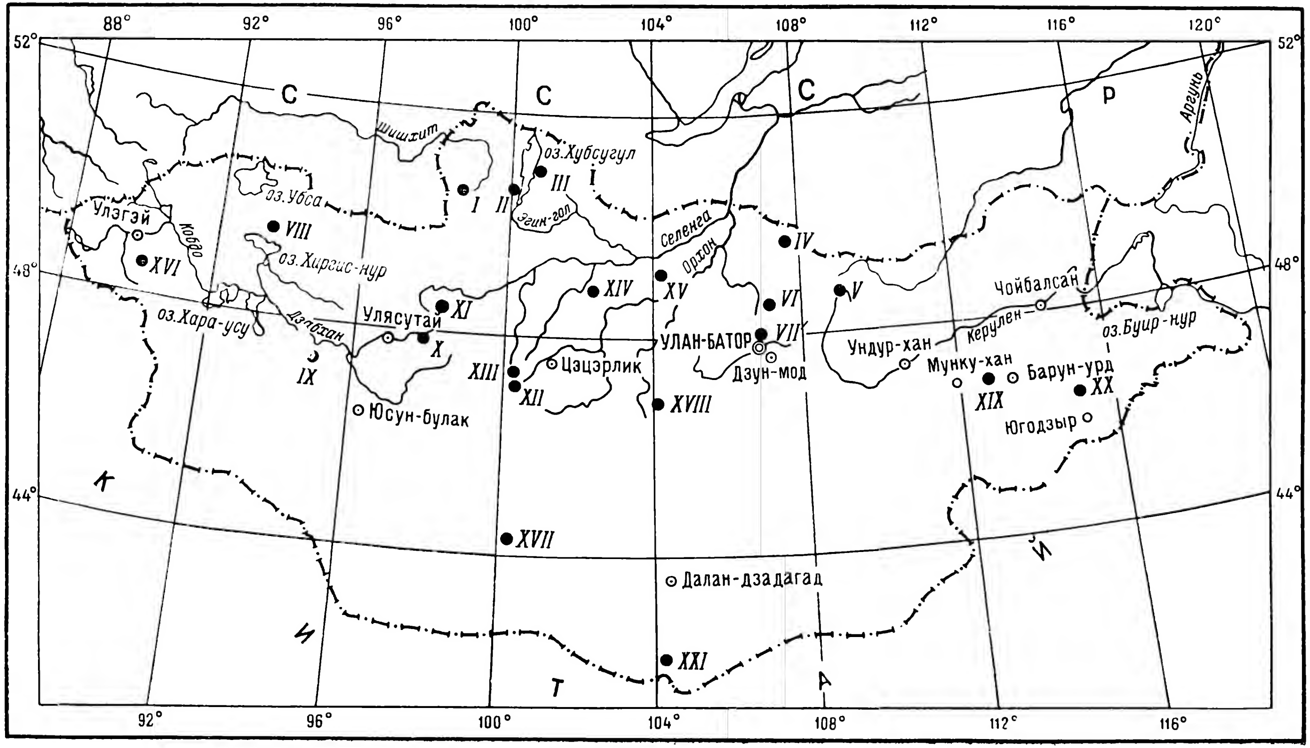
В статье освещается вопрос истории изучения лихенофлоры МНР и приводится систематический список 65 видов лишайников. Список составлен на основании обработки обширной коллекции лишайников, собранных в различных природных районах МНР знаменитыми русскими ботаниками И. М. Крашенинниковым и Б. Заматкиновым, Н. П. и А. А. Иконниковыми-Галицкими, а также Е. М. Лавренко, А. А. Юнатовым и В. И. Грубовым.

Флора лишайников Монгольской Народной Республики изучена очень слабо и находится на первичной стадии инвентаризации. Это тот необходимый этап в изучении любой флоры, когда каждый список растений дополняет ее и представляет известный интерес.

Первые сведения о лишайниках МНР появились в работах замечательного русского лихенолога А. А. Еленкина в начале нашего столетия. В 1901 г. в первом выпуске эксиккат лишайников русской флоры (Elenkin, 1901) и в работе «Кочующие лишайники пустынь и степей» (Еленкин, 1901а) он указывает для монгольских пустынь лишайник *Parmelia vagans*, собранный И. В. Палибиным возле р. Керулен. В этом же году Еленкин описывает новый вид гриба — лишайникового паразита *Trematosphaeriopsis parmeliana* (Jacz.) Elenk., найденного на вышеупомянутых образцах *Parmelia vagans* (Еленкин, 1901б). В 1902 г. Еленкин предпринимает поездку в Саяны. Во время этой экспедиции он изучает лишайники как русских Саян, так и лишайники пограничных с ними районов Монголии: высокогорного района Восточных Саян, хр. Мунху-Сардык и окрестностей оз. Хубсугул (Косогол). В результате этой поездки он приводит для северной части МНР 20 видов лишайников (Еленкин, 1902). Позднее 13 видов лишайников этой части Монголии, главным образом окрестностей оз. Хубсугул, вошли в число издаваемых лишайников русской флоры, выпуски II, III, IV (Elenkin, 1904). На основании сборов лишайников д-ра Заболотного в юго-восточной части Монголии и по собственным сборам в северной Монголии в 1905 г. Еленкин описывает 3 новых вида лишайников — *Psora inconspicua* Elenk., *P. subinconspicua* Elenk. и *Heppia zabolotnojii* Elenk. (Еленкин, 1905). В 1906 г. в своей крупной работе «Флора лишайников Средней России» Еленкин снова упоминает лишайник *Parmelia vagans*, собранный И. В. Палибиным в монгольских пустынях (Еленкин, 1906).

Сведения о лишайниках МНР имеются в работах и других отечественных и зарубежных ботаников. В 1902 г. Б. А. Федченко для перевала Мунху-Сардык в северной части МНР приводит 6 видов лишайников (Федченко, 1902); они были собраны С. П. Пертолчиным в 1897—1898 гг. и определены А. А. Еленкиным. В работе К. Футтерера (Futterer, 1903) из сопредельных с Россией частей Монголии упоминаются 2 вида лишайников — *Gasparrinia elegans* Torn. и *Placodium chrysoleucum* Kbr. В. П. Савич (1924) в заметке о двух видах *Cetraria* указывает для Восточных Саян *C. chrysantha* и описывает по монгольским материалам новую для науки форму этого же вида — f. *sorediifera* Savicz (Савич, 1924). Для северной части Монголии в одной из работ Дьельника (Gyelnik, 1930) приводится *Peltigera mauritzi* Gyel. Несмотря на довольно большое количество вышеперечисленных работ, общее число видов, указанных в них для территории МНР, всего 37.

Из работ более позднего времени сведения о лишайниках МНР имеются в монографии К. А. Рассадиной (1950) «Цетрария (*Cetraria*) СССР». В этой монографии среди других местонахождений видов *Cetraria* есть указания на нахождение некоторых из них на территории Монголии. Два ли~~шайника~~ *Lobaria retigera* (Bory)



Пункты сборов изученных коллекций лишайников в Монгольской Народной Республике.

Treves f. *isidiosa* Hue, вид, собранный в 1902 г. А. А. Еленкиным в северной Монголии, и *Gasparrinia elegans* Stein. var. *muscicola* Savicz, по сборам В. А. Иконниковой-Галицкой в горах Хэнтэя, — вошли в число лишайников издания «Lichenotheca Rossica» (Savicz, 1961, 1967).

В последние годы среди лихенологов появился заметный интерес к лишайникам этой богатой и разнообразной в природном отношении страны. В 1965 г. О. Клемент (Klement, 1965) и А. Везда (Vĕsda, 1965) опубликовали довольно большие списки лишайников МНР. Систематический список в работе Клемента состоял из 55 видов лишайников и был основан на сборах Монгольско-Германской биологической экспедиции 1962 г., произведенных в центральных и западных областях МНР. Статья А. Везды содержала список 50 видов лишайников, собранных польскими геологами в северо-западной части МНР. В этом же году в работе П. Ханелта и Ц. Даважамца (Hanelt, Davažamc, 1965) приводится 9 видов лишайников из южной части Монгольской Народной Республики.

В 1968 г. в печати появляются новые данные о лишайниках МНР. Немецкие ученые Р. Шуберт и О. Клемент совместно с монгольским ученым Ц. Жамсраном публикуют список 75 лишайников, собранных Р. Шубертом в 1966 г. в окрестностях Улан-Батора (Schubert и др., 1968).

Основой нашей статьи послужила обработка лишайников, собранных А. А. Юнатовым, Е. М. Лавренко и В. И. Грубовым во время их экспедиций в МНР в 1943—1946, 1950—1951 и 1968 гг. в различных природных районах республики как на севере, в ее хвойнолесной области, так и в высокогорных и степных районах центральной и западной Монголии. Кроме того, нами была обработана интересная и богатая коллекция лишайников знаменитого исследователя Монголии И. М. Крашенинникова и Б. Заматкинова, собранная в 1925 г. в северо-восточной части МНР, в бассейне р. Джаргаланта. Обработка этой коллекции обогатила наш флористический список интересными чешуйчатыми и накипными видами напочвенных лишайников степей МНР. Мы также определили 9 образцов лишайников, собранных Н. П. и В. А. Иконниковыми-Галицкими в северо-западной части Хэнтэя (северо-восточная Монголия) в верховьях рр. Керулен и Юнон — всего 8 довольно обычных видов. Были обработаны также небольшие коллекции А. В. Калининой, Ц. Даважамца и других ботаников.

В результате был изучен 141 образец лишайников в составе 65 видов, из них 28 оказались новыми для территории МНР. Среди них такие обычные и широко распространенные в Голарктике виды, как *Peltigera spuria*, *Cladonia fimbriata*, *C. turgida*, *Parmelia olivacea* и др. Это говорит о чрезвычайно слабой изученности лихенофлоры МНР. Вместе с тем впервые для территории МНР нами указываются такие интересные аркто-альпийские виды, как *Rhizocarpon tinei* ssp. *frigidum*, *Umbilicaria virginis*, *Stereocaulon alpinum*, *Aspicilia verrucosa* и альпийские лишайники *Acarospora heufleriana*, *A. oxytona*. Интересны также новые нахождения центральноазиатских лишайников *Psora asiaecentralis*, *Heppia imperssula*, *H. kansuensis*, известных лишь с территории Китая.

Приводим перечень районов сборов лишайников и карту с указанием мест этих сборов (см. рисунок).

I. Прихубсугулье, перевал Уулин-Даба, из бассейна р. Сохоти в Дархаты. Сборы А. А. Юнатова, 1951, 1956 гг.

II. Прихубсугулье, нижнее течение р. Эмтын-Гол. Сборы Е. М. Лавренко, 1951 г.

III. Прихубсугулье, восточное побережье оз. Хубсугул. Сборы А. А. Еленкина, 1901 г.

IV. Северо-западный Хэнтэй, верховья р. Худэри, у болота Нур. Сборы А. А. Юнатова, 1943 г.

V. Хэнтэй, верховья р. Онон, рр. Керулен, Толы, Мензы, Иро. Сборы Н. П. и В. А. Иконниковых-Галицких, 1929 г.

VI. Хэнтэй, долина р. Сугунур, близ гольца Хойту-Мунху-Сардык. Сборы А. А. Юнатова, 1943 г., Э. М. Мурзаева, 1942 г.

VII. Южный Хэнтэй, окрестности Улан-Батора: 1) 45 км от Улан-Батора, р-н Налайхи. Сборы В. И. Грубова, 1968; 2) 30 км севернее Улан-Батора, долина р. Сельбы. Сборы А. А. Юнатова, 1944 г.

VIII. Северо-западный Хангай, хр. Хан-Хухэй, гора Цаган-Хайрхан. Сборы А. А. Юнатова, 1945 г.

IX. Хангай, южнее горы Баян-Цаган-Ула. Сборы А. А. Юнатова, 1944 г.

X. Хангай, перевал Булужухуни-Даба. Сборы А. А. Юнатова и Е. М. Лавренко, 1951 г.

XI. Хангай, верхнее течение р. Хочжул, нижняя часть долины р. Ара-Дзагастуны-Гол. Сборы Е. М. Лавренко, 1951 г.

XII. Центральный Хангай, перевал Эгин-Даба. Сборы А. А. Юнатова, 1943 г. Е. М. Лавренко, 1944 г.

XIII. Хангай, верховья р. Чулуту, по дороге к Ханую. Сборы А. А. Юнатова, 1944 г.

XIV. Северо-восточный Хангай, Орхон-Селенгинский водораздел. Сборы Н. Десяткина, 1931 г.

XV. Северо-восточный Хангай, долина р. Бургултай. Сборы А. В. Калининой, Ц. Даважамца, Д. Очира, 1948 г.

XVI. Монгольский Алтай, между аймаком Баин-Улэгэй и оз. Толбо-Нур, хр. Толбо-Кунгей-Нуру. Сборы А. А. Юнатова, 1945 г.

XVII. Гобийский Алтай, хр. Ихэ Богдо. Сборы А. А. Юнатова, 1943 г.

XVIII. Средняя Халха, западная часть, бассейн рек Джаргалантэ — рр. Убер-Джаргалантэ, Харуха, Ботхон. Сборы И. М. Крашенинникова и Б. Заматкинова, 1925 г.

XIX. Средняя Халха, восточная часть, 67 км западнее Сухэ-Батора, по дороге на Мунху-Хан. Сборы А. А. Юнатова, 1962 г.

XX. Восточная Монголия, в 45 км от Ара-Джаргалантэ, по дороге Чойбалсан—Югодзыр. Сборы А. А. Юнатова, 1962 г.

XXI. Алашаньская Гоби, гора Дубниг-Ула, к югу от урочища Бордзон-Гоби. Сборы А. А. Юнатова, 1905 г.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ СПИСОК ВИДОВ ЛИШАЙНИКОВ

*1. *Endopyrenium rufescens* (Ach.) Koerb. *XVIII*. Средняя Халха, бассейн рек Джаргалантэ, р. Убер-Джаргалантэ, между истоками и горой Агит. Сборы И. Крашенинникова и Б. Заматкинова,[1] 1925 г.

*2. *Endopyrenium hepaticum* (Ach.) Koerb. *XVIII*. Средняя Халха, бассейн рек Джаргалантэ, между истоками и горой Агит. На каштановых почвах в злаковых степях, вместе с *Endocarpon subfoliaceum*, *Collema minor*, *Psora asiaecentralis*. Крашенинников и Заматкинов, 1 IX 1925.

*3. *Endocarpon subfoliaceum* Tomin. *XVIII*. Средняя Халха, бассейн рек Джаргалантэ, Убер-Джаргалантэ, между истоками и горой Агит. Степь злаковая на каштановых почвах, вместе с *Endopyrenium hepaticum*, *Psora asiaecentralis*, *P. decipiens*, *Collema minor*. Крашенинников и Заматкинов, 1 IX 1925; там же. На почве среди гранитных скал, вместе с *Cladonia pyxidata*. Крашенинников и Заматкинов, 6 IX 1925; *XX*. Восточная Монголия, в 45 км от горы Ара-Джаргалантэ, по дороге Чойбалсан—Югодзыр. Луково-вострецово-осочковая пустынная степь, на отмерших дерновинках *Allium polyrrhizum* вместе с *Heppia impressula*, *H. kansuensis*, *Collema crispum*. А. А. Юнатов, 26 VII 1962.

*4. *Collema crispum* (Hudr.) Web. *XX*. Восточная Монголия, в 45 км от горы Ара-Джаргалантэ, по дороге Чойбалсан—Югодзыр. Луково-вострецово-осочковая пустынная степь, на отмерших дерновинках *Allium polyrrhizum*, вместе с *Heppia impressula*, *H. kansuensis* и *Endocarpon subfoliaceum*. Юнатов, 1962.

*5. *Collema minor* (Pach.) Tomin. *XVIII*. Средняя Халха, бассейн рек Джаргалантэ, р. Убер-Джаргалантэ, между истоками и горой Агит. Степь злаковая, на каштановых почвах, вместе с *Endocarpon subfoliaceum*, *Endopyrenium hepaticum*, *Psora asiaecentralis*. Крашенинников и Заматкинов, 1 IX 1925. Лишайник, характерный для солонцеватых почв степей и пустынь юго-восточной части Советского Союза.

*6. *Heppia impressula* H. Magn. *XX*. Восточная Монголия, в 45 км от горы Ара-Джаргалантэ, по дороге Чойбалсан—Югодзыр. Луково-вострецово-осочковая пустынная степь, на отмерших дерновинках *Allium polyrrhizum* вместе с *Heppia kansuensis*, *Collema crispum*, *Endopyrenium subfoliaceum* и пленками водоросли *Nostoc*. Юнатов, 26 VI 1962; *XXI*. Алашаньская Гоби, гора Дубниг-Ула, к югу от урочища Бордзон-Гоби. На известковом камне. Юнатов, 9 IX 1950. Вид, известный до сих пор только для территории Китая, провинции Ганьсу (Magnusson, 1940).

---

[1] Далее, при повторениях, для краткости указываются только фамилии коллекторов. Виды, впервые указанные для территории МНР, отмечены звездочкой.

*7. *Heppia kansuensis* H. Magn. *XIII*. Сухэ-Баторский аймак, в 40 км от горы Ара-Джаргалантэ, по дороге Чойбалсан—Югодзыр. На отмерших дерновинках *Allium polyrrhizum*, вместе с *Heppia impressula*, *Endopyrenium subfoliaceum*, *Collema crispum* и пленками водоросли *Nostoc*. Юнатов, 26 VI 1962. Вид, известный до сих пор из внутренних районов Китая, провинции Ганьсу (Magnusson, 1940).

8. *Peltigera aphthosa* (L.) Willd. *IV*. Северо-западный Хэнтэй, верховья р. Худэри, у болота Нур. Кедрово-лиственничная тайга, среди мхов. Юнатов, 26 VI 1943. Была указана для МНР Клементом (Klement, 1965) и А. Вездой (Vězda, 1965).

9. *Peltigera canina* (L.) Willd. *II*. Прихубсугулье, нижнее течение р. Эмтын-Гол. Лиственничный лес по северному склону. Среди мхов. Е. М. Лавренко, 27 VII 1951; *XIII*. Хангай, верховье р. Чулуту, по дороге к Ханую. Лиственничный лес. Среди мхов. Юнатов, 31 VIII 1944; *XV*. Северо-восточный Хангай, долина р. Бургултай, в верхнем течении. Смешанно-хвойный лес с примесью березы. Среди мхов. А. В. Калинина, Ц. Даважамц, Д. Очир, 29 IX 1948. Для территории МНР указывалась Клементом (1965) и А. Вездой (1965).

*10. *Peltigera horizontalis*' Baumg. *VII*. Южный Хэнтэй, долина р. Сельбы, в 30 км севернее Улан-Батора. Лиственничный лес по каменистым россыпям. Юнатов, 4 VI 1944.

11. *Peltigera lepidophora* Vain. *III*. Прихубсугулье, берег оз. Хубсугул. На почве. А. А. Еленкин, 24 VI 1902; *XVIII*. Средняя Халха, бассейн рек Джаргалантэ, р. Убер-Джаргалантэ, между истоками и горой Агит. Затененные скалы. Среди мхов. Крашенинников и Заматкинов, 28 VIII 1952; *XVIII*. Средняя Халха, бассейн р. Джаргалантэ, истоки р. Харуха. Южные скалы горы Улан-Хода. Протерозойские сланцы, на почве. Крашенинников и Заматкинов, 18 IX 1925.

*12. *Peltigera leucophlebia* (Nyl.) Gyeln. *II*. Прихубсугулье, нижнее течение р. Эмтын-Гол. Северный склон. Лиственничный лес (Laricetae sibiricae hylocomiosum). Среди мхов. Лавренко, 1951 г.

13. *Peltigera mauritzi* Gyelnik. *III*. Прихубсугулье. Восточное побережье оз. Хубсугул, Гарганский перевал. Еленкин, 3 VI 1902. *XVIII*. Средняя Халха, бассейн р. Джаргалантэ, истоки р. Харуха, гора Усте. Субальпийский пояс. Крашенинников и Заматкинов, 10 IX 1925. *XVIII*. Средняя Халха, бассейн р. Джаргалантэ, р. Убер-Джаргалантэ, между истоками и горой Агит. На затененных скалах. Крашенинников и Заматкинов, 28 VIII 1925. *VII*. Южный Хэнтэй, долина р. Сельбы, в 30 км севернее Улан-Батора. Лиственничный лес по каменистым россыпям. Юнатов, 4 VI 1944. *VI*. Хэнтэй, долина р. Сугунур. Горная степь по открытому солнечному склону в комплексе с осыпями и редкостойными рощицами. Э. М. Мурзаев, 14 VII 1942. *P. mauritzi* была описана Дьельником из Внутреннего Китая (Gyelnik, 1928), позднее этот вид был указан им для северной части Монголии (Gyelnik, 1930).

14. *Peltigera rufescens* (Weis) Humb. *XVIII*. Средняя Халха, бассейн рек Джаргалантэ, скалистое русло лога системы р. Ботхон. На почве среди метаморфических сланцев. Крашенинников и Заматкинов, 5 IX 1925. Для МНР этот вид был указан неоднократно (Vězda, 1965; Schubert и др., 1969).

*15. *Peltigera spuria* DC. *VI*. Хэнтэй, долина р. Сугунур, близ гольца Хойту-Мунху-Сардык. Кедровая тайга, на почве. Юнатов, 14 VI 1943.

16. *Lecidea atrobrunnea* (Ram.) Schaer. *XVI*. Монгольский Алтай, хр. Толбо-Кунгей-Нуру. Высокогорный пояс, по каменистым россыпям. Юнатов, 5 VIII 1945. Для МНР *L. atrobrunnea* указывается в работе Р. Шуберта и др. (Schubert и др., 1969).

*17. *Psora asiaecentralis* (H. Magn.) Golubk. comb. n. (syn. *Lecidea asiae-centralis* H. Magn., Lich. Centr. As., I, 1940 : 55; II, 1944 : 24). *XVIII*. Средняя Халха, бассейн рек Джаргалантэ, р. Убер-Джаргалантэ, между истоками и горой Агит. Степи щебнистые, на каштановых почвах. Крашенинников и Заматкинов, 1 IX 1925. *XVIII*. Средняя Халха, бассейн рек Джаргалантэ, скалистое русло лога системы р. Ботхон. Метаморфические сланцы, на почве. Крашенинников и Заматкинов, 5 IX 1925. Этот вид указывался А. Магнуссоном для Внутренней Монголии (Magnusson, 1944). Ранее был описан им же из китайской провинции Ганьсу (Magnusson, 1940).

18. *Psora decipiens* Hoffm. *XVIII*. Средняя Халха, бассейн р. Джаргалантэ, р. Убер-Джаргалантэ, между истоками и горой Агит. Степи злаковые на мергелях, на почве. Крашенинников и Заматкинов, 1 IX 1925. Была указана для МНР А. А. Еленкиным (1901а) и А. Вездой (1965).

*19. *Psora globifera* Mass. *XVIII*. Средняя Халха, бассейн р. Джаргалантэ, р. Убер-Джаргалантэ, между истоками и горой Агит. Степи щебнистые, на почве. Крашенинников и Заматкинов, 5 IX 1925.

*20. *Rhizocarpon tinei* (Torn.) Run. ssp. *frigidum* (Räs.) Run. *XVI*. Монгольский Алтай, между аймаком Баин-Улэгэй и оз. Толбо-Нур, хр. Толбо-Кунгей-Нуру. Высокогорный пояс, на каменистых россыпях. Юнатов, 5 VIII 1945.

21. *Cladonia alpestris* (L.) Rabh. 1) *I*. Прихубсугулье, перевал Улин-Даба, из бассейна р. Сохоти в Дархаты. Лиственничник мохово-кустарниковый, на почве среди мхов. Юнатов, 28 VI 1951; 2) *IV*. Северо-западный Хэнтэй, верховья р. Худэри, у болота Нур. Кедрово-лиственничная тайга, среди мхов. Юнатов, 26 VI 1943; 3) *V*. Хэнтэй, верховья рр. Толы, Мензы и Иро. Н. П. и В. А. Иконниковы-Галицкие, 26 VI 1943. Для территории МНР этот вид указывается А. А. Еленкиным (1902).

22. *Cladonia amaurocraea* (Flk.) Schaer. f. *amaurocraea: VI*. Хэнтэй, долина р. Сугунур, близ гольца Хойту-Мунху-Сардык. Кедровая горная тайга, на почве среди мхов. Юнатов, 14 VI 1943; f. *cladonoides* Oliv.: 1) *I*. Прихубсугулье, перевал Улин-Даба, из бассейна р. Сохоти в Дархаты. Лиственничник мохово-кустарниковый, на почве, среди мхов. Юнатов, 1951 г; 2) *XI*. Хангай, верхнее течение р. Хочжул, нижняя часть долины Ара-Дзагастуны-Гол. Лиственничный лес, на почве, среди мхов. Лавренко, 7 VIII 1951. Этот вид указывался для МНР Клементом (1965) и Вездой (1965).

*23. *Cladonia cenotea* (Ach.) Schaer. *IV*. Северо-западный Хэнтэй, верхнее течение р. Худэри, окраина болота Нур. Кедровая тайга, гарь. На гнилой древесине. Юнатов, 26 VI 1943.

*24. *Cladonia fimbriata* (L.) Fr. *V*. Хэнтэй, верховья рр. Онон и Керулен. На почве среди мхов. Иконниковы-Галицкие.

*25. *Cladonia grayi* Merr. *XIV*. Северо-восточный Хангай, долина р. Бургултай, в верхнем течении. Смешанный хвойный лес с примесью березы. Калинина, Даважамц и Очир, 29 IX 1948.

26. *Cladonia pyxidata* (L.) Fr. 1) *XVIII*. Средняя Халха, бассейн рек Джаргалантэ, истоки р. Харуха. Субальпийская зона, на почве. Крашенинников и Заматкинов, IX 1925; 2) *XVIII*. Там же, р. Убер-Джаргалантэ, между истоками и горой Агит. Степи щебнистые, на почве. Крашенинников и Заматкинов, 5 IX 1925; 3) *XVIII*. Там же, скалистое русло лога системы р. Ботхон. На почвенных наносах. Крашенинников и Заматкинов, 5 IX 1925. Этот вид неоднократно указывался для МНР (Klement, 1965; Vĕzda, 1965; Schubert и др., 1969).

27. *Cladonia sylvatica* (L.) Harm. *I*. Прихубсугулье, в 3—4 км севернее перевала Улин-Даба. Лиственнично-кедровый моховый лес. На почве, среди мхов. Юнатов, 28 VII 1951. Для МНР этот вид указывался А. А. Еленкиным (1902).

*28. *Cladonia turgida* (Ehrh.) Hoffm. *IV*. Северо-западный Хэнтэй, верховья р. Худэри, у болота Нур. Кедрово-лиственничная тайга, на почве, среди мхов. Юнатов, 26 VI 1943.

*29. *Stereocaulon alpinum* Laur. *X*. Хангай, перевал Булужухуни-Даба. Степь, разнотравно-типчаково-овсецовая ассоциация. Лавренко, 5 VIII 1951.

30. *Stereocaulon tomentosum* Fr. *X*. Хангай, перевал Булужухуни-Даба. Кобрезиевая пустошь с зарослями кустарника. Юнатов, 6 VIII 1951.

Для МНР *S. tomentosum* указывался неоднократно (Klement, 1965; Hanelt, Davažamc, 1965; Schubert и др., 1969).

31. *Umbilicaria virginis* Schaer. *XVII.* Гобийский Алтай, хр. Ихэ Богдо. Высокогорный пояс, высота 3400 м над ур. м. Каменистые россыпи, на камнях. Юнатов, 1943. Этот лишайник указывался для МНР Вездой (1965).

32. *Acarospora heufleriana* Koerb. *XXI.* Алашаньская Гоби, гора Дубниг-Ула, к югу от урочища Бордзон-Гоби. На камнях вместе с *Acarospora strigata*, *A. invadens*. Юнатов, 1950. *A. heufleriana* в Азии указывалась А. Магнуссоном для территории Внутренней Монголии (Magnusson, 1944).

*33. *Acarospora invadens* A. Magn. *XVIII.* Средняя Халха, бассейн рек Джаргалантэ, истоки р. Харуха. В степи на мелких камнях, вместе с *Aspicilia desertorum*. Крашенинников и Заматкинов, 24 IX 1925. *XXI.* Алашаньская Гоби, гора Дубниг-Ула, к югу от урочища Бордзон-Гоби. На камнях вместе с *Acarospora strigata*, *A. heufleriana*. Юнатов, 9 IX 1950. Этот вид указывался А. Магнуссоном (1940) для Китая, провинция Ганьсу.

*34. *Acarospora oxytona* (Ach.) Mass. *XVIII.* Средняя Халха, бассейн рек Джаргалантэ, истоки р. Харуха. На валуне вместе с *Rinodina oreina*. Крашенинников и Заматкинов, 20 IX 1925. *VII.* Южный Хэнтэй, в 45 км от Улан-Батора, р-н Налайхи, юго-восточный склон. На скалах, вместе с *Rinodina oreina* и *Aspicilia cinerea*. Грубов, 1968.

35. *Acarospora strigata* Jatta. *XXI.* Алашаньская Гоби, гора Дубниг-Ула, к югу от урочища Бордзон-Гоби. На камне, вместе с *A. invadens*, *A. heufleriana*. Юнатов, 9 IX 1950. Для территории МНР указывался Вездой (1965). А. Магнуссон (1944) приводил *A. strigata* для Внутренней Монголии.

36. *Aspicilia cinerea* Koerb. *VII.* Южный Хэнтэй, в 45 км от Улан-Батора, р-н Налайхи, юго-восточный склон, на скалах, вместе с *Parmelia prolixa* и *Rinodina oreina*. Грубов, 21 XI 1968. Для территории МНР этот вид уже указывался (Schubert и др., 1969).

*37. *Aspicilia desertorum* Mer. *VIII.* Средняя Халха, бассейн рек Джаргалантэ, истоки р. Харуха. В степи, на валуне, вместе с *Acarospora invadens*. Крашенинников и Заматкинов, 20—25 IX 1925. Вид, характерный для степных и пустынных районов СССР и Малой Азии.

38. *Aspicilia verrucosa* Koerb. *XVI.* Центральный Хангай, перевал Эгин-Даба, вершина гольца, 2800 м над ур. м. На растительных остатках. Лавренко, 30 VIII 1944. Для МНР этот вид указывался Вездой (1965).

39. *Aspicilia verruculosa* Krmphbr. *XVI.* Монгольский Алтай, между аймаком Баин-Улэгэй и оз. Толбо-Нур, хр. Толбо-Кенгей-Нуру. Высокогорный пояс, на каменистых россыпях, вместе с *Gasparrinia elegans* и *Lecanora polytropa*, *Lecidea atrobrunnea* и *Rhizocarpon tinei* ssp. *frigidum*. Юнатов, 5 VIII 1945. Для МНР приводится в работе Клемента (Klement, 1965).

40. *Lecanora polytropa* Rabh. var. *alpigena* Rabh. f. *acrustacea* Schaer. *XVI.* Монгольский Алтай, между аймаком Баин-Улэгэй и оз. Толбо-Нур, хр. Толбо-Кунгей-Нуру. Высокогорный пояс, по каменистым россыпям. Юнатов, 5 VIII 1945.

41. *Placolecanora melanophthalma* (Ram.) Kopacz. *XVI.* Монгольский Алтай, между аймаком Баин-Улэгэй и оз. Толбо-Нур, хр. Толбо-Кунгей-Нуру. Высокогорный пояс, по каменистым россыпям, вместе с *Lecidea atrobrunnea* и *Rhizocarpon tinei* var. *frigidum*. Юнатов, 5 VIII 1945. Для МНР этот вид указывался Клементом (1965) и А. Вездой (1965).

42. *Placolecanora muralis* (Schreb.) Räs. *XXI.* Алашаньская Гоби, Дубниг-Ула, к югу от урочища Бордзон-Гоби. На камне. Юнатов, 9 IX 1950. Для МНР этот лишайник указывался в работе Шуберта и др. (1969).

43. *Candelariella aurella* (Hoffm.) A. Z. *XVII.* Гобийский Алтай, хр. Ихэ-Богдо. Субальпийский пояс, на камне, вместе с *Gasparrinia ele-*

gans. Юнатов, 8 IX 1943. Для МНР этот вид указывался Клементом (1965).

*44. *Parmelia olivacea* Nyl. *V*. Хэнтэй, верховья рр. Толы, Мезы и Иро. На стволе дерева. Иконниковы-Галицкие, 21 VIII 1929.

45. *Parmelia prolixa* (Ach.) Röhl. *VII*. Южный Хэнтэй, в 45 км от Улан-Батора, р-н Налайхи, юго-восточный склон, на скалах. В. И. Грубов, 21 XI 1968. Для МНР *P. prolixa* указывалась в работе Шуберта (1969).

46. *Parmelia stenophylla* (Ach.) Heugel. *XV*. Северо-восточный Хангай, долина р. Бургултай в верхнем течении. Смешанно-хвойный лес с березой. На валуне. Калинина, Даважамц и Очир, 29 IX 1948.

47. *Parmelia sulcata* Tayl. *V*. Хэнтэй, верховья рр. Толы, Мезы, Иро. На стволе березы. Иконниковы-Галицкие, 21 VIII 1929. Для МНР указывалась Клементом (1965).

48. *Parmelia vagans* Nyl. 1) *XII*. Центральный Хангай, перевал Эгин-Даба, вершина гольца, высота 2800 м над ур. м. На почве, вместе с *Alectoria ochroleuca*, *Cetraria nivalis* и *C. tilesii*. Лавренко, 30 VIII 1944; 2) *XVII*. Гобийский Алтай, хр. Ихэ-Богдо. Высокогорный пояс, осоково-кобрезиевая пустошь, на почве. Юнатов, 1943 г.; 3) *XVIII*. Средняя Халха, бассейн рек Джаргалантэ, рр. Убер-Джаргалантэ, Харуха, Ботхон. Субальпийская зона и горные степи. Крашенинников и Заматкинов, 1925 г.; 4) *XIX*. Восточная Средняя Халха, в 67 км от Сухэ-Батора по дороге на Мунху-Хан. Степь, на почве. Юнатов, 29 VII 1967. Этот вид неоднократно указывался для территории МНР (Elenkin, 1901; Еленкин, 1901a, 1906; Klement, 1965; Vežda, 1965).

49. *Cetraria cucullata* Ach. 1) *I*. Прихубсугулье, перевал Уулин-Даба, из бассейна р. Сохоти в Дархаты. Лиственничник мохово-кустарничковый, на почве. Юнатов, 28 VI 1951; 2) *II*. Прихубсугулье, нижнее течение р. Эмтын-Гол. Лиственничный лес, среди мхов. Лавренко, 27 II 1951; 3) *V*. Хэнтэй, верховья р. Керулен. Альпийский луг, на почве. Иконниковы-Галицкие. Для МНР этот лишайник указывался А. А. Еленкиным (1902), К. А. Рассадиной (1950) и Клементом (1965).

50. *Cetraria islandica* (L.) Ach. *VIII*. Северо-западный Хангай, хр. Хан-Хухэй, гора Цаган-Хайрхан. Верхняя часть лесного пояса, кедрово-лиственничный лес, среди мхов. Юнатов, 5 VIII 1945. Для МНР этот вид приводился Вездой (1965).

51. *Cetraria laevigata* Rass. 1) *I*. Прихубсугулье, перевал Уулин-Даба из бассейна р. Сохоти в Дархаты. Лиственничник мохово-кустарничковый, на почве. Юнатов, 28 VI 1951; 2) *VI*. Хангай, верхнее течение р. Хочжул, нижняя часть долины р. Ара-Дзагастуны-Гол. Лавренко, 30 VIII 1951; 3) *XII*. Центральный Хангай, перевал Эгин-Даба. Вершина гольца, высота 2800 м над ур. м., на почве. Лавренко, 30 VIII 1944. Для МНР этот лишайник указывался К. А. Рассадиной (1950).

52. *Cetraria nivalis* (L.) Ach. f. *nivalis* — *V*. Хэнтэй, близ р. Онон. На каменистой почве. Иконниковы-Галицкие, 7 VIII 1929; *f. suffruticosa* Rass. — *XII*. Центральный Хангай, перевал Эгин-Даба, вершина гольца, 2800 м над ур. м., на почве. Лавренко, 30 VIII 1944. *C. nivalis* указывалась для МНР А. А. Еленкиным (1902), Б. А. Федченко (1902), Клементом (1965) и Вездой (1965).

53. *Cetraria pinastri* Rohl. *VI*. Хэнтэй, долина р. Сугунур, близ гольца Хойту-Мунху-Сардык. Кедровая тайга, на стволе кедра. Юнатов, 14 XI 1946. Для МНР этот лишайник указывался неоднократно (Vĕzda, 1965; Schubert и др., 1969).

54. *Cetraria tilesii* Ach. *XII*. Центральный Хангай, перевал Эгин-Даба, вершина гольца, 2800 м над ур. м., на почве, вместе с *Alectoria ochroleuca*, *Cetraria nivalis*, *Parmelia vagans*. Лавренко, 30 VIII 1944. Для МНР этот вид указывался А. А. Еленкиным (1902; Elenkin, 1902 г.), К. А. Рассадиной (1950) и А. Вездой (1965).

55. *Letharia thamnodes* Hue. 1) *VI*. Хэнтэй, долина р. Сугунур, близ гольца Хойту-Мунху-Сардык. Кедровая тайга. Юнатов, 14 VI 1943;

2) *XIV*. Северо-восточный Хангай, Орхон-Селенгинский водораздел. Среди леса, на опавших стволах. Н. Десяткин, 1931 г.; 3) *XV*. Северо-восточный Хангай, долина р. Бургултай, в верхнем течении. Смешанно-хвойный лес с примесью березы. Калинина, Даважамц и Очир. 29 IX 1948. Для МНР *L. thamnodes* указывалась неоднократно (Еленкин, 1902; Schubert и др., 1969).

56. *Dufourea madreporiformis* Ach. *XVII*. Гобийский Алтай, хр. Ихэ-Богдо. Высокогорный пояс, осоково-кобрезиевая пустошь. Юнатов, 6 IX 1943 и 28 VI 1945. Для МНР этот вид указывался А. А. Еленкиным (1902), Вездой (1965).

57. *Alectoria ochroleuca* Mass. 1) *V*. Хэнтэй, верховья р. Керулен. Альпийский каменистый луг. Иконниковы-Галицкие, 1929 г.; 2) *XII*. Центральный Хангай, перевал Эгин-Даба, вершина гольца, 2800 м над ур. м. Лавренко, 30 VIII 1944. Для МНР этот лишайник указывался А. А. Еленкиным (1902; Elenkin, 1904) и Б. А. Федченко (1902).

*58. *Usnea lapponica* Vain. *VI*. Хэнтэй, долина р. Сугунур, близ гольца Хойту-Мунху-Сардык. Кедровая тайга, на ветках кедра. Юнатов, 14 XI 1946.

*59. *Usnea longissima* Ach. *IV*. Северо-западный Хэнтэй, верховья р. Худэри, у болота Нур. Кедрово-лиственничная тайга, на ветвях кедра. Юнатов, 26 VI 1943.

60. *Thamnolia vermicularis* Schaer. *V*. Хэнтэй, близ р. Юнон. На каменистой почве. Иконниковы-Галицкие, 1929 г. Для МНР этот вид указывался А. А. Еленкиным (1902) и А. Вездой (1965).

*61. *Gasparrinia aspera* (Savicz) N. Golubk. comb. n. (syn. *Platodium asperum* Savicz in Bull. Jard. Bot. Imp. Pierre le Grand, 15, 1915 : 100, fig. I; *Caloplaca aspera* A. Z., Catal. lich. univ., VII, 1931 : 211). 1) *V*. Хэнтэй, верховья р. Керулен. На камнях, у ручья. Иконниковы-Галицкие, 27 VII 1929; 2) *XVII*. Гобийский Алтай, хр. Ихэ-Богдо. Высокогорный пояс, осоково-кобрезиевая пустошь, на мхах. Юнатов, 6 IX 1943. Единственное местонахождение этого вида указывается В. П. Савичем для Якутской обл. СССР.

62. *Gasparrinia elegans* Stein. 1) *VII*. Южный Хэнтэй, в 45 км от Улан-Батора, р-н Налайхи. На скалах юго-восточного склона. Грубов, 21 XI 1968; 2) *XVI*. Монгольский Алтай, между аймаком Баин-Улэгэй и оз. Толбо-Нур, хр. Толбо-Кунгей-Нуру. Высокогорный пояс, по каменистым россыпям. Юнатов, 5 VIII 1945; 3) *XVIII*. Гобийский Алтай, хр. Ихэ-Богдо. Субальпийский пояс, переход в россыпи, на камнях, вместе с *Candelariella aurella*. Юнатов, 8 IX 1943. Этот вид неоднократно указывался для МНР (Futterer, 1903; Klement, 1965; Vězda, 1965; Hanelt, Davažamc, 1965; Schubert и др., 1969).

63. *Rinodina nimbosa* (Fr.) Th. Fr. *XVIII*. Средняя Халха, бассейн рек Джаргалантэ, р. Убер-Джаргалантэ, между истоками и горой Агит. На дерновинках отмерших мхов. Крашенинников и Заматкинов, VIII 1925. Для МНР этот вид указывался А. Вездой (1965).

64. *Rinodina oreina* (Ach.) Mass. 1) *VII*. Южный Хэнтэй, в 45 км от Улан-Батора, р-н Налайхи, юго-восточный склон, на скалах, вместе с *Aspicilia cinerea* и *Parmelia prolixa*. Грубов, 21 XI 1968; 2) *XVIII*. Средняя Халха, бассейн р. Джаргалантэ, истоки р. Харуха. На валуне. Крашенинников и Заматкинов, 20 IX 1925. Этот вид неоднократно указывался для МНР (Elenkin, 1902 г.; Klement, 1965).

65. *Physcia caesia* Hampe. *VII*. Предгорье Хэнтэя, в 45 км от Улан-Батора, юго-восточный склон, на скалах. Грубов, 21 XI 1968. Для территории МНР *Ph. caesia* указывалась А. Вездой (1965).

ЛИТЕРАТУРА

Еленкин А. А. (1901а). Кочующие лишайники пустынь и степей. Изв. СПб. бот. сада, 1, 2. — Еленкин А. А. (1901б). Факультативные лишайники. Протоколы заседаний, № 6, Тр. СПб. общ. естествоиспыт., XXXII, 1. — Еленкин А. А. (1902). Краткий предварительный отчет о споровых, собранных в Саянских горах летом

1902 г. Изв. СПб. бот. сада. II. — Еленкин А. А. (1905). Новые виды лишайников. Изв. СПб. бот. сада, V, 3. — Еленкин А. А. (1906). Флора лишайников Средней России, 1. — Рассадина К. А. (1950). Цетрария (*Cetraria*) СССР. Тр. Бот. инст. АН СССР, 11, 5. — Савич В. П. (1915). К флоре лишайников Якутской обл. Изв. Бот. сада Петра Великого, XV, 2. — Савич В. П. (1924). Заметка о *Cetraria chrysantha* Tuck. и *Cetraria lacunosa* Ach. в СССР. Бот. мат. инст. спор. раст. Гл. бот. сада РСФСР, III, 12. — Федченко Б. А. (1902). Материал для флоры вершин горы Мунку-Сардык и берегов оз. Косогол. Прилож. к Прот. засед. Общ. естествоиспыт. при Казанск. унив., № 201. — Elenkin A. A. (1901, 1904). Lichenes florae Rossiae et regionum confinium orientalium. Fasc. I, 1901 an. et Fasc. II—IV, 1904 an. Exiccata et in Acta Horti Bot. Petropolitani, XIX, 1901 et XXIV, 1904. — Futterer K. (1903). 2. Verzeichnis der während der Reise gesammelten Blütenpflanzen und Flechten. In Futterer. Durch Asien Erfahrungen, Forschungen und Sammlungen während der von Amtmann Dr. Holderer unternommemen Reise, 3, 1, Botanic., S. 34. — Gyelnik V. (1928). *Peltigera*-Daten. Hedwigia, 68. — Gyelnik V. (1930). Lichenologische Mitteilungen 20—45, 42. Ein zweiter Standort der *Peltigera mauritzi* Gyel. Hedwigia, 68. — Hanelt P. a. S. Davažamc. (1965). Flora Mongolische Volksrepublik. Fed. Rep., 70, 1—3. — Klement O. (1965). Flechten aus der Mongolisch-Deutschen Biologischen Expedition seit 1962, № 7. Fed. Rep., 72. — Magnusson A. H. (1940, 1944). Lichens from Central Asia. Rep. Sci. Expedition North-Western Provinces China under leadership Dr. Sven. Hedin. (The Sino-Swedish-Expedition), XI, Botany, Stockholm, I, 1940, II, 1944. — Savicz V. P. (1961, 1967). Lichenotheca Rossica. Not. syst. Sec. Crypt. Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. 14, 1961, et Not. syst. Plant. non Vascul., 1967. — Schubert R., O. Klement, Z. Schamsran. (1969). Flechtenflora von Ulan-Bator. Fed. Rep. 79, 6. — Vězda A. (1965). Flechten aus der NW-Mongolei. Acta Musei Silesiae, Ser. A, 14.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 22 VI 1970).

SUMMARY

The history of investigations of the lichenoflora of Mongolian People's Republic is elucidated. The paper is supplied with a systematic list comprising 65 species of lichens and compiled on the basis of the treatment of the ample collection of lichens from different natural regions of Mongolia collected by the eminent Russian botanists, I. M. Krasheninnikov and B. Zamatkinov, N. P. Iconnikov-Galitzky and V. A. Iconnicov-Galitzky and more recently by E. M. Lavrenko, A. A. Yunatov and V. I. Grubov.

УДК 582.572.226 : 001.4

М. В. Баранова

О КАРЛИКОВОЙ ЛИЛИИ *LILIUM PUMILUM*

С 5 рисунками

M. V. BARANOVA. ON THE DWARF LILY *LILIUM PUMILUM*

На основе пересмотра первоисточников в статье уточняется история описания и введения в культуру карликовой лилии. Устанавливается, что автором названия *L. pumilum* является Делиль, а не Декандоль, приводится описание и рассматривается ареал *L. pumilum* Delile. На материале из различных районов ареала изучались морфология, онтогенез и морфогенез этого вида, выделена новая разновидность, произрастающая в южных районах ареала.

Lilium pumilum — одна из наиболее красивых лилий флоры Советского Союза и наиболее перспективная для северных районов страны. Как и многие другие декоративные растения, эта лилия была впервые описана по культивируемым экземплярам, а не из природы. Это явилось причиной осложнений при выяснении действительного названия вида и привело к путанице в определении ее географического распространения.

Несмотря на то, что вопрос о правильном наименовании указанной лилии был уже разрешен ранее (Литвинов, 1908; Woodcock a. Coutts, 1936; Woodcock a. Stearn, 1950), в ходе детального изучения литературы, касающейся этого вопроса, выяснилась необходимость внесения в наименование этой лилии ряда уточнений.[1] Кроме того, еще до сих пор, особенно среди цветоводов-практиков и любителей, нет единого, твердо установленного названия для этой лилии, получившей широкое распространение в культуре. Все это заставляет еще раз вернуться к данному вопросу.

Лилия карликовая была издавна известна русским исследователям Сибири и Дальнего Востока. Ее видел и собирал И. Гмелин в путешествии по Сибири (Gmelin, 1747 : 42). На основе его материалов Линней в Species Plantarum (Linnaeus, 1753) отождествил ее с западноевропейским видом *L. pomponium*. Это название закрепилось за *L. pumilum* со второй половины XVIII в. и удерживалось до начала XIX в. Под названием *L. pomponium* об этой лилии упоминает П. Паллас в своем путешествии в Даурию в 1772 г. (Pallas, 1776 : III, 196). Весьма вероятно, что эта лилия уже в те годы встречалась в культуре в садах. Название *L. pomponium* упоминается в каталогах растений, составленных Палласом для сада Прокофия Демидова в Москве (Pallas, 1781), Редовским для сада Алексея Разумовского в Горенках под Москвой (Redowsky, 1804, 1805), в каталоге этого же сада, составленном Ф. Фишером (Fischer, 1808). В каталоге растений Ботанического сада на Аптекарском острове в Петербурге М. М. Тереховским (Terechowsky, 1796) *L. pomponium* не указана, но упомянута для него несколько позже, в списке растений сада

---

[1] В изучении литературы по вопросам номенклатуры *L. pumilum* большую помощь оказала О. М. Полетико, за что автор выражает ей искреннюю благодарность.

Медико-хирургической академии в Петербурге (ныне Ботанический сад Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, БИНа), составленном Язоном Петровым (Petrov, 1816). Но поскольку эти указания на *L. pomponium* даются без уточнения ее происхождения, остается неясным, идет ли речь о растении из Западной Европы или о лилии из восточных областей Сибири.

В следующих десятилетиях XIX в. имеются уже довольно многочисленные литературные данные, указывающие на то, что карликовая лилия (уже под названиями *L. tenuifolium* и *L. pumilum*) была известна в культуре не только в России, но и в ряде стран Западной Европы — Франции, Англии, Германии и др. (см. литературу, цитированную при описании вида).

Первая публикация нового видового названия для этой лилии — *L. tenuifolium*, была осуществлена в каталоге растений сада А. Разумовского в Горенках в 1812 г., составленном Ф. Фишером (1812), но, к сожалению, название это включено только в общий список растений и не сопровождается описанием, что делает его, согласно правилам ботанической номенклатуры, незаконным. Несмотря на это, название *L. tenuifolium* в течение длительного времени сохранялось за этим видом и продолжает широко применяться до сих пор.

В том же 1812 г. в ноябре, а не в 1813 г., как это считалось до сих пор, в VII томе издания иллюстраций растений Редутэ (Redouté, *Liliaceae*, 7, 1812 : tab. 378) ботаником Р. Делилем (R. Delile), а не Декандолем (А. Р. De Candolle), как это ошибочно указано в «Index Kewensis» и вошло в литературу, было дано описание лилии, культивировавшейся и впервые зацветшей в 1812 г. в саду Естественно-исторического музея в Париже. Эта лилия, изображенная в указанном издании на таблице 378, названа Делилем *L. pumilum*. По имеющемуся детальному описанию и по цветному изображению лилию эту можно несомненно идентифицировать с *L. tenuifolium* Fisch.; она соответствует гербарным экземплярам, собранным в Даурии и этикетированным Ф. Б. Фишером в 1816 г., хранящимся в Гербарии БИНа в Ленинграде.

Изменение в датировании публикации таблицы 378 сделано в соответствии со справочником проф. Стафлё (Stafleu, 1967), так же как и изменение в авторстве вида, подтвержденное личным письмом проф. Стафлё, за что мы приносим ему благодарность. Дело в том, что Декандоль являлся автором описаний только в первых четырех томах обширного издания Редутэ, а автором новых видов, описанных в VII и VIII томах, является Делиль. Это подтверждается и тем фактом, что автором других новых видов, описанных в VII томе, как например *Commelina dianthifolia*, *Narcissus pumilus*, *Sagittaria ovata* и ряд других, является, согласно «Index Kewensis», именно Делиль. Очевидно, здесь имеет место укоренившаяся неточность.

Ввиду того что название *L. pumilum* Delile действительно обнародовано и более ранних законных названий не имеется, оно и должно быть признано, согласно Международному кодексу ботанической номенклатуры, правильным для данного вида, а название *L. tenuifolium* сведено в синонимы.

В 1813 г. при описании растений Копенгагенского ботанического сада И. Хорнеман (Hornemann, 1813 г.) дал этой лилии новое название — *L. linifolium*, сопроводив его кратким описанием и указав на то, что родина ее неизвестна и что она получена в 1806 г. из Англии. На стр. 325 Хорнеманом дано краткое описание *L. pomponium* с указанием ее родины: Сибирь и южная Франция. В дальнейшем название *L. linifolium* стало рассматриваться ботаниками, как синоним *L. pumilum* и *L. tenuifolium*. Ввиду краткости диагнозов Хорнемана и противоречивости его данных о географическом происхождении упомянутых лилий мы не можем с полной уверенностью отождествлять *L. linifolium* с *L. pumilum*. Окончательное решение этого вопроса представляет значительную трудность, так как гербарий Хорнемана по *L. linifolium* не сохранился, о чем сообщил в письме, любезно присланном нам, куратор Ботанического музея Университета в Копенгагене докт. А. Сковстед.

После опубликования в 1812 г. двух названий для этой новой и перспективной для цветоводства лилии и быстрого ее распространения в культуре она выступает в ботанической литературе под обоими названиями — *L. pumilum* и *L. tenuifolium*. В течение довольно длительного периода ботаники считали, что имеют дело с двумя, правда, очень близкими видами (Roemer et Schultes, 1829; Hooker, 1832 г.; Kunth, 1843; Regel, 1865, 1876 г.). Этому способствовал обмен посадочным и посевным материалом между ботаническими садами, эти два «вида» встречались в одном и том же саду под различными названиями, а достаточный материал из естественных местообитаний отсутствовал. Такого рода данные мы находим, например, у Гукера по Эдинбургскому ботаническому саду, у Э. Регеля по Петербургскому ботаническому саду и др.

Только в 1875 г. Бэкер (Baker, 1875) объединил эти виды под названием *L. tenuifolium* Fisch., а *L. pumilum* указывает в качестве синонима. Х. Элуэс (Elwes, 1880) еще раз подчеркнул тождество этих видов.

Переходим к подробной характеристике *L. pumilum*.

Lilium pumilum Delile, 6 Nov. 1812, in Redouté, *Liliaceae*, 7 : tab. 378.

L. pumilum var. *pumilum*. — *L. pumilum* Delile, 6 Nov. 1812, in Redouté, *Liliaceae* 7 : tab. 378; Ker-Gawler, 1816, Bot. Reg. 2 : tab. 132; Woodcock a. Stearn, 1950, Lil. World, 324, fig. 97 — *L. tenuifolium* Fisch. 1812, Catal. Horti Gorenk.: 8, nomen nudum; Fisch. 1824, Index plant. hort. bot. Petrop.: 43; Hook., 1832, Bot. Mag. 39 : tab. 3140; Ledeb., 1852, Fl. Ross. 4 : 151; Maxim. 1859, Prim. fl. amur. : 280; Regel, 1860, Gartenflora 9 : 80, tab. 284; Baker, 1875, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 14, 250; Elwes, 1880, Monogr. Lilies: tab. 42; Ком. 1901, Тр. Петерб. бот. сада 20 : 455; Wilson, 1925, Lilies East Asia : 83 p. p.; Makino a. Nemoto, 1931, Fl. Japan : 1556; Ком., 1935, Фл. СССР, 4 : 291; Ohwi, 1953, Fl. Japan: 305; Воробьев и др., 1966, Опред. раст. Приморья и Приамурья: 120; Баранова, 1966, Бот. журн., 51, 12 : 1697; Врищ, 1968, Бот. журн., 53, 10 : 1472. *L. linifolium* Hornem., 1813, Hort. Hafn. 1 : 326.

Icon.: Delile, 1812, l. c.: tab. 378; Ker-Gawl., 1816, l. c.: tab. 132, l. c.: tab. 3140; Sweet, 1854, Ornament. Fl. Gard. 4 : tab. 218; Regel, 1860, l. c.: tab. 284; Elwes, 1880, l. c.: tab. 42; Woodcock a. Stearn, 1950, l. c.: fig. 97.

Typus: Tab. 378 Delile, 1812, in Redouté *Liliaceae* 7.

Луковица удлиненно-яйцевидная, до 2.5—3 см в диам., составлена 5—7 белыми чешуями со слабым перехватом в нижней части. Стебель 7—90 см выс., цилиндрический, голый или коротко опушенный. Листья линейные, 4—10 см дл., до 7 мм шир., расположены по спирали, часто собраны в средней части стебля, иногда в местах прикрепления к стеблю длинновойлочно-опушенные. Цветы чалмовидные, шарлахово-красные, до 5 см в диам., без крапин.

Пыльники, тычиночные нити и столбик шарлахово-красные, рыльце белое или фиолетовое. В соцветии (1) 3—7 цветков, иногда в природе встречаются экземпляры с 20 и даже с 26 цветками. Плод — яйцевидная коробочка, до 3 см дл. Цветение в июне.

В первом диагнозе этого вида вопрос о его родине не был разрешен Делилем, автор ошибочно указал Перу, подвергая, правда, это указание сомнению. Однако И. Кер-Гавлер в 1816 г., уточняя этот вопрос в отношении *L. pumilum*, называет Даурию в качестве родины этой лилии. В настоящей работе мы приводим точечный ареал *L. pumilum* Delile (рис. 1) по материалам следующих гербариев: гербарий БИНа в Ленинграде, Биолого-почвенного института ДВ филиала СО АН СССР во Владивостоке, Главного ботанического сада АН СССР в Москве, биолого-почвенных факультетов Московского и Ленинградского университетов, Ботанического сада Якутского филиала АН СССР в г. Якутске, Полярно-альпийского ботанического сада АН СССР в г. Кировске и Сахалинского комплексного научно-исследовательского института в г. Ново-Александровске; использованы для картирования и новые сборы лилий в природе. Кроме гербарного материала включены также данные из региональных «флор» и отдельных работ.

Ареал *L. pumilum* Delile ограничен материком. Он простирается от берегов р. Енисей на западе до Японского моря на востоке. Самое северное местонахождение вида было отмечено в Красноярском крае на широте 50°25′ (Баранова, 1966). Вне территории Советского Союза эта лилия растет в Монгольской Народной Республике, в Китайской

Народной Республике и на п-ове Корея. В Монгольской Народной Республике *L. pumilum* встречается главным образом в северных и центральных районах. В Китайской Народной Республике она произрастает в северных и северо-восточных провинциях — Ганьсу, Шэнси, Шаньси, Хэбей, Гирин, Сунцзян, Хейлунцзян, здесь и проходит южная граница ареала вида. На п-ове Корея этот вид произрастает не только на севере, как это считалось ранее (Комаров, 1901; Wilson, 1925; Woodcock a. Stearn, 1950, и др.), но в настоящее время известны его сборы также и из Южной Кореи, из провинции Чхунчхон-Пукдо, на широте 37° (Lightly, 1968).

Lilium pumilum Delile произрастает обычно на скалах, на каменистых склонах со щебнистым грунтом, растение имеет 25—40 см выс.

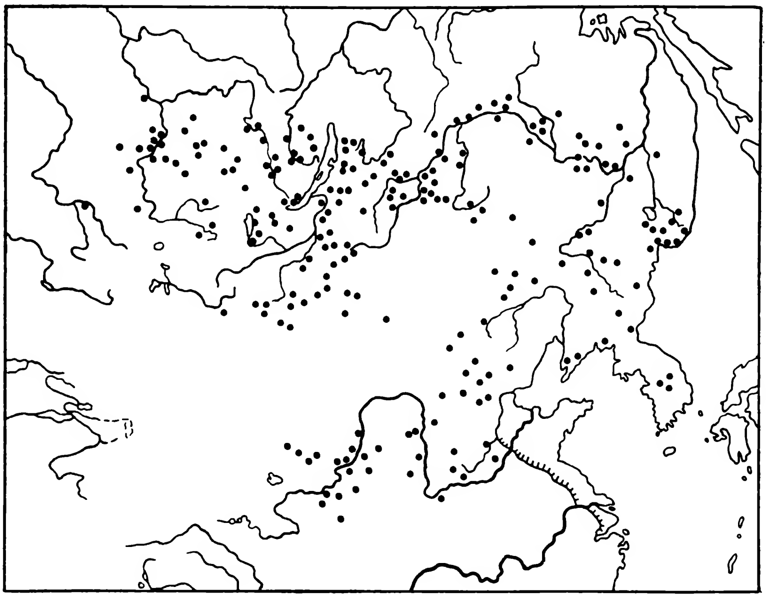


Рис. 1. Ареал *Lilium pumilum* Delile.

(окрестности гг. Красноярска, Минусинска, Улан-Удэ, а также южные отроги Восточных Саян, окрестности оз. Хубсугул в МНР и др.). Иногда *L. pumilum* растет среди трав и низких кустарников на гумусной почве, в этих условиях, обычно мезофильных, растения достигают 45—60 (90) см и несут до 20—26 цветков.

В. Л. Комаров во «Флоре Маньчжурии» (1901) отмечает большую стойкость морфологических признаков этого вида; в этом и мы могли убедиться, изучая живой материал из различных районов ареала.

Наше внимание привлекли живые экземпляры лилии, выращенные из семян, полученных в 1962 г. из Китая, собранных в природе в провинции Хэбей. Эти экземпляры габитуально сходны с *Lilium pumilum*, отличаются коротко опушенным стеблем, более широкими внутренними листочками околоцветника в сравнении с наружными, и белым, а не фиолетовым рыльцем. Подобные экземпляры мы обнаружили также среди хранящихся в Гербарии БИНа в Ленинграде гербарных сборов Н. М. Пржевальского, А. Бретшнейдера, Г. Н. Потанина, С. С. Четыркина, М. П. Петрова и др., из провинций северного и северо-восточного Китая — Ганьсу, Шаньси и Хэбей, т. е. также из южной части ареала вида.

В 1919 г. французский ботаник М. Гандоже (Gandoger) по гербарию Шане (Chanet, № 514), собранному в 1904 г. в Китае, описал новый вид — *Lilium sinensium* Gand., отличающийся от *L. pumilum* опушенным и глубокобороздчатым стеблем и произрастающий якобы в Южном Китае. При работе с восточноазиатскими видами лилий Э. Вильсон уточнил место сбора этого вида в Китае, это оказалась северо-восточная провинция Китая Чжили (Chihli), а не Южный Китай, как ошибочно указал Гандоже в своем диагнозе. В настоящее время эта провинция носит название Хэбей. Изучив растение Шане, Вильсон отметил, что *L. sinensium* является не чем иным, как *L. pumilum* (у Вильсона — *L. tenuifolium*), и отнес *L. sinensium* в синонимы к *L. tenuifolium*. Что касается отмеченных Гандоже признаков *L. sinensium*, то первый из них — ребристость стебля — Вильсон рассматривал как результат плохой сушки, а опушенность стебля не являлась для Вильсона качественно новым признаком этого вида. Все это послужило причиной включения им *L. sinensium* в синонимы *L. pumilum*. Нами был выписан из Ботанического сада Эдинбурга гербарный экземпляр Шане № 514, который является типом *Lilium sinensium*. Пять экземпляров растений, смонтированных на этом гербарном листе, хорошо сохранились и не вызывают никакого сомнения в отношении их принадлежности к *Lilium pumilum*, но отмеченная Гандоже опушенность стебля отличает эти экземпляры от типичной *L. pumilum*. Следует отметить, что собранные Шане растения оказались совершенно идентичными живым образцам, полученным нами из Китая, и сборам из других северных провинций Китая — Ганьсу и Шаньси (опушенность стебля, бо́льшая ширина листочков околоцветника, белое рыльце). На сходство растений из северных провинций Китая и их общее отличие от типичной *L. pumilum* обратила внимание Н. А. Иванова еще в 1941 г. Она отличала эти растения в ранге разновидности — *L. tenuifolium* var. *sinensium*. К этой разновидности она относила первые сборы карликовой лилии в провинции Ганьсу Н. М. Пржевальского (1872—1873 гг.), С. С. Четыркина (1908 г.), сборы А. Бретшнейдера (1877 г.) из провинции Хэбей и других коллекторов.

В. Л. Комаров, просматривая сборы Четыркина с Алашанского хребта (провинция Ганьсу), также отметил отличие этих экземпляров от типичных *L. pumilum*, трактуя их в ранге разновидности — var. *alaschanicum*. Но ни комбинация В. Л. Комарова, ни комбинация Н. А. Ивановой опубликованы не были.

В 1968 г. вышла в свет работа Д. Л. Врищ, в которой по гербарным сборам Пржевальского и Четыркина из провинции Ганьсу ею был описан новый вид *L. potaninii*, являющийся по существу *L. tenuifolium* var. *sinensium* в понимании Н. А. Ивановой. Одной из причин такого толкования Д. Л. Врищ явилось предположительное включение ею *L. sinensium* в синонимы *L. davidii* Duchartre, произрастающей в Южном Китае. Признаки, отмеченные Д. Л. Врищ, якобы отличающие *L. potaninii* от *L. pumilum*, такие как желто-коричневая окраска луковицы и шаровидность коробочки, в действительности не подтверждаются. Работая с коллекцией видов и сортов лилий в течение многих лет, мы можем отметить, что при всем разнообразии окраски чешуй луковиц этих растений коричневых луковиц нет ни у одного вида. Коричневая окраска присуща только сухим луковицам независимо от вида и сорта и не может быть использована как признак. Что касается формы коробочки, то следует отметить, что шаровидные (у *L. potaninii*, по Врищ) и продолговато-яйцевидные (у *L. pumilum*, по Врищ) коробочки можно встретить на одних и тех же экземплярах. Форма коробочек у лилий (шаровидная, яйцевидная, продолговато-яйцевидная) часто зависит от числа завязавшихся семян и не может служить видовым признаком.

К. И. Максимович, просматривая образцы карликовой лилии, собранные Г. Н. Потаниным в провинции Ганьсу, отметил у них усеченные на верхушке листочки околоцветника. Но этот признак при просмотре массового материала из провинции Ганьсу не выдерживается, в большинстве случаев концы листочков околоцветника острые.

Таким образом, систематический ранг растений, произрастающих в южных частях ареала карликовой лилии, до сих пор остается спорным. Вильсон, а вслед за ним Вудкок и Штерн (Woodcock a. Stearn, 1950), принимали *L. pumilum* в широком объеме, включая и опушенные экземпляры, другие исследователи, например, рассматривали экземпляры с опушенным стеблем в ранге вида (Гандоже — *L. sinensium*, Врищ — *L. potaninii*) и, наконец, третьи — в ранге разновидности (В. Л. Комаров — *L. tenuifolium* var. *alaschanicum*, Н. А. Иванова — *L. tenuifolium* var. *sinensium*). Все это заставило нас еще раз вернуться к этим растениям и уже на основе всестороннего изучения живых растений и обширного гербарного материала попытаться определить их действительный систематический ранг.

Проведенный нами анализ гербарных экземпляров и, что особенно важно, живого материала именно из провинции Хэбей в сравнении с живыми растениями *L. pumilum*, собранными в различных районах ареала вида и культивирующихся в коллекции лилий БИНа, позволил полнее охарактеризовать экземпляры из южных районов ареала и выявить новые отличительные признаки. Приводим данные анализа морфологических признаков (см. таблицу).

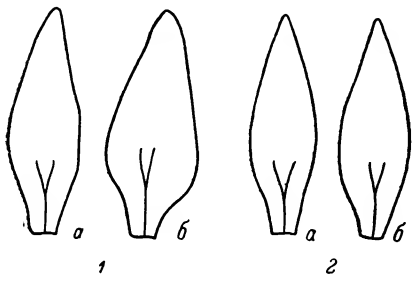


Рис. 2. Листочки околоцветника *L. pumilum* Delile.

1 — у растений из Китая (*L. pumilum* var. *sinensium* [Gand.] M. Baran.); *2* — из Забайкалья и Приморского края (*L. pumilum* var. *pumilum*). *а* — наружные, *б* — внутренние листочки околоцветника.

Морфологический анализ показал, что экземпляры из южных районов ареала вида отличаются опушенностью их стебля и бутонов, большей шириной внутренних листочков околоцветника в сравнении с наружными (рис. 2) и наличием белого рыльца. Следует заметить, что ни один из отмеченных отличительных признаков не является качественно новым признаком вида. Растения с опушенным основанием стебля встречаются в различных районах ареала вида, они были собраны в Красноярском крае, в окрестностях г. Иркутска, в Забайкалье и т. д. То же можно сказать и относительно окраски рыльца: если у опушенных экземпляров оно обычно белое, то у неопушенных, имеющих темно-фиолетовое рыльце, белое тоже встречается, но обычно реже. Наличие более широких внутренних листочков околоцветника в сравнении с наружными является наиболее стойким отличительным признаком для растений из южных районов ареала. Но и здесь мы должны отметить, что среди экземпляров *L. pumilum* из южного Приморья (на севере ареала) мы неоднократно встречали растения, у которых ширина внутренних листочков околоцветника на 1—3 мм превышала ширину наружных.

Кроме общеморфологического изучения *L. pumilum* из различных районов ареала, было проведено сравнительное онтогенетическое и морфогенетическое ее изучение.

Изучение онтогенеза показало полное тождество развития как типичных *L. pumilum*, так и опушенных представителей вида из южных районов ареала.

Семена *L. pumilum* прорастают надземно, через 10—15 дней после посева. Зеленая листоподобная семядоля функционирует в течение первого года вегетации (рис. 3, *1, с*). Вслед за семядолей последовательно друг за другом появляются 3—4 листа. Таким образом, ассимилирующий аппарат сеянца достаточно велик (рис. 3, *2*). Это способствует быстрому накоплению питательных веществ в молодой луковице, которая к концу первого года вегетации уже достигает 5—6 мм в диаметре. Следует заметить, что многие виды лилий в первый год формируют лишь один лист (*L. martagon* L., *L. monadelphum* M. B., *L. ledebouri* Boiss., *L. speciosum* Thunb. и др.), и дальнейшее развитие этих растений происходит очень медленно, цветение наступает лишь на 5—7-й год.

На второй год в почке *L. pumilum*, расположенной на вершине донца луковицы, формируются 3—4 низовые незамкнутые чешуи и олиственный стебель (рис. 3, *3, ст*), иногда уже с бутоном. С последующим формиро-

Сравнительно-морфологическая характеристика
Lilium pumilum из различных районов ареала

Элементы анализа	Забайкалье, Приморский край (Баргузинский хребет, окрестности г. Улан-Удэ, южное Приморье)	Северный Китай (провинция Хэбей)
Луковица	Белая, удлиненно-яйцевидная, 2.5—3 см выс., 1.5—2.5 см в диам.; чешуй 8—12	Белая, удлиненно-яйцевидная, 3—3.5 см выс., 1.5—3 см в диам., чешуй 8—12
Стебель	Зеленый или буроватый, цилиндрический, голый, реже коротко опушен в основании, иногда в местах прикрепления листьев войлочно опушен	Бурый, реже зеленый, цилиндрический, по всей поверхности коротко опушен, иногда в местах прикрепления листьев войлочно опушен
Листья	Узкие, линейные, 4—10 см дл. и 0.2—0.7 см шир., по краю покрыты мелкими сосочками; расположены по спирали, сконцентрированы в средней части стебля или равномерно по стеблю расположены	Узкие, линейные, 4—10 см дл. и 0.2—0.7 см шир.; по краю покрыты мелкими сосочками; расположены по спирали, обычно сконцентрированы в средней части стебля
Молодые бутоны	Голые, реже опушенные	Опушенные
Листочки околоцветника	Наружные: 4—5 см дл., 1.2—1.4 см шир.; внутренние: 4—5 см дл., 1.2—1.4 см шир., шарлахово-красные, концы заостренные	Наружные: 4.5—5.5 см дл., 1.3—1.6 см шир.; внутренние: 4.5—5.5 см. дл., 1.6—2.2 см шир., шарлахово-красные, концы заостренные
Нектарные борозды	Покрыты сосочками	Покрыты сосочками
Рыльце	Крупное, темно-фиолетовое, реже белое	Крупное. белое
Пыльники	Ярко-красные	Ярко-красные
Пыльца	Ярко-оранжевая	Ярко-оранжевая
Плод	Яйцевидная или шаровидная коробочка	Яйцевидная или шаровидная коробочка
Время цветения (в Ленинграде)	Конец июня	Начало июля

ванием стебля тип нарастания луковицы изменяется с моноподиального на симподиальный. Новая замещающая почка закладывается у основания стебля в луковице (рис. 3, *3*, *п*). Осенью в этой почке формируется цветок. К концу второго года вегетации луковица достигает 10—12 мм в диаметре.

Формирование луковицы за период развития от семени до цветения у *L. pumilum* проходит в очень короткий срок, всего за 2 года, что является результатом более интенсивного развития ассимиляционных органов в сравнении с другими видами рода. Следует отметить, что семенное размножение является основным у *L. pumilum*, естественное вегетативное размножение сильно подавлено как в природе, так и в культуре.

В течение календарного года были прослежены рост и формирование органов в почке возобновления зрелых луковиц *L. pumilum*, полученных из различных районов ареала вида и культивируемых в коллекции БИНа. Многолетние наблюдения показали, что почка возобновления в луковице после окончания вегетации растения (сентябрь—октябрь) бывает полностью сформирована. В ней в период начала дифференциации цветков, в августе, у основания цветоносного стебля закладывается новая замещающая почка, которая будет развиваться не в следующее лето, а годом позже, это почка второго будущего года (рис. 4, *п*). В течение осени в этой почке закладываются первые низовые чешуи. Уже в конце ноября в почке, достигающей 3—4 мм в диаметре, видны зачатки трех-четырех чешуй. В зимнее время формирование и рост зачатков низовых чешуй резко замедляется или почти прекращается, а с наступлением

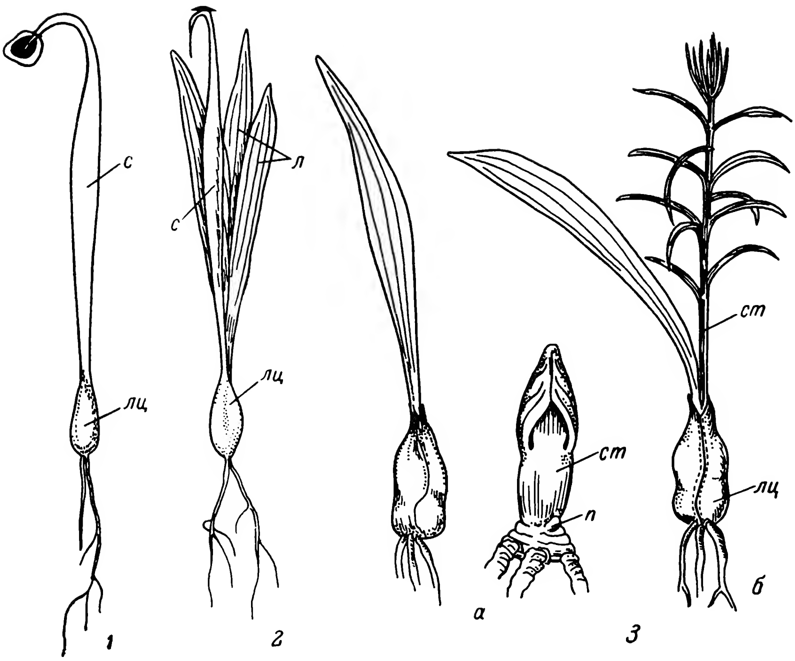


Рис. 3. Развитие *L. pumilum* Delile из семени.

1 — сеянец через 9 дней после прорастания; *2* — через 3 месяца после прорастания; *3* — двулетнее растение (*а* — в начале вегетации, *б* — в период вегетации). *с* — семядоля, *л* — листья, *лц* — луковица, *ст* — цветочный стебель, *п* — замещающая почка.

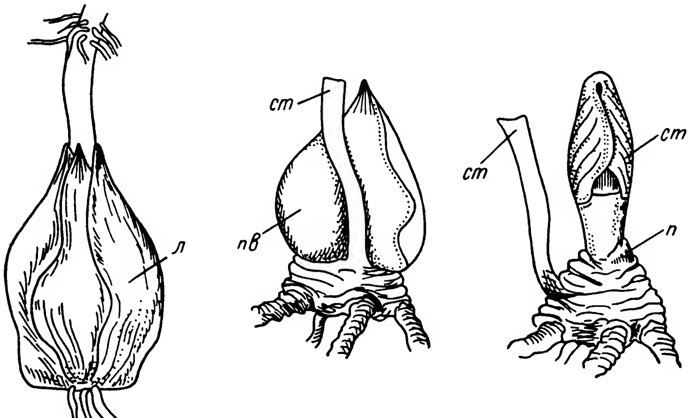
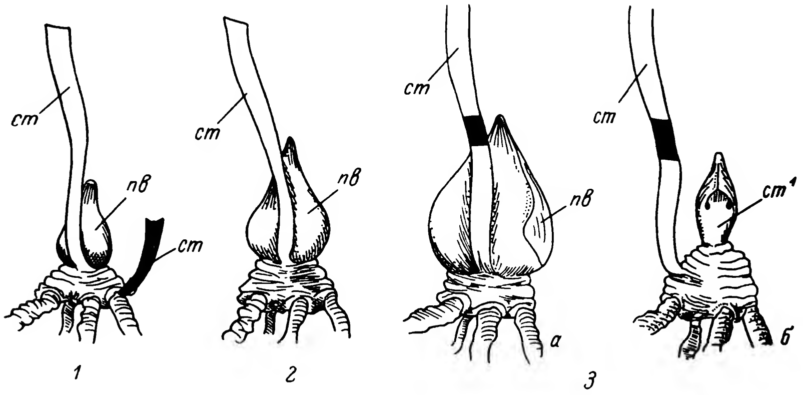


Рис. 4. Строение зрелой луковицы *L. pumilum* Delile в период заложения почки второго будущего года (анализ проведен 3 IX 1968).

л — луковица зрелого растения; *пв* — почка возобновления (1969 г.), наружные чешуи луковицы текущего года удалены; *ст* — цветочный стебель текущего года (1968 г.); *ст*¹ — цветочный стебель будущего года (1969 г.); *п* — замещающая почка, почка второго будущего года (1970 г.).

весны и начала вегетации рост органов почки, заложившейся осенью прошлого года (почка второго будущего года), возобновляется снова. В июне, в период цветения, в почке возобновления уже бывает сформировано до 6 низовых чешуй (рис. 5, *1—2*). После цветения процесс формирования новых органов в почке усиливается: в начале августа почка достигает 15—18 мм и состоит из 8—10 чешуй. Вскоре вместе с новым зачатком начинает разрастаться междоузлие, расположенное под ним. Это зачаток цветоносного стебля, на котором последовательно друг за другом формируются стеблевые листья (рис. 5, *3б*, *4 ст*^{1}). Если в начале августа зачаток стебля достигает 4—6 мм, то через месяц его высота уже 15—20 мм. Все стеблевые листья на нем уже сформированы, а из меристемы конуса нарастания начинают дифференцироваться цветки. В этот период у основания цветочного стебля будущего года снова закладывается новая почка, почка второго будущего года. Полное формирование цветков в почке заканчивается в конце сентября—начале октября (рис. 5, *4*).



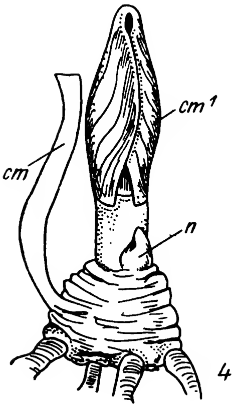


Рис. 5. Рост почки возобновления в луковице *L. pumilum* Delile за период вегетации (наружные чешуи луковицы текущего года удалены).

1 — в период бутонизации растения (7 VI 1969), *ст* — сухой цветочный стебель прошлого года; *2* — в период цветения (28 VI 1969); *3* — в период начала засыхания листьев (14 VIII 1969), *а* — общий вид почки возобновления, *б* — зачаток цветочного стебля (чешуи почки удалены); *4* — в период после окончания вегетации и заложения почки второго будущего года (20 IX 1969); *остальные обозначения* те же, что и на рис. 4.

Таким образом, ритм развития *L. pumilum* аналогичен ритму ранневесенних растений, у которых все органы бывают полностью сформированы в почке возобновления осенью предшествующего цветению года. Ритм развития экземпляров *L. pumilum*, происходящих из различных районов ареала, сходен, различия наблюдаются лишь в степени интенсивности роста в начале вегетации растений. Так, например, при одинаковом сроке начала вегетации опушенных и неопушенных экземпляров рост стебля у неопушенных экземпляров после начала вегетации идет очень интенсивно и уже через 7—12 дней достигает 30—35 см высоты, в то время как у опушенных экземпляров из провинции Хэбей стебли с бутонами к этому времени не превышают 10—15 см высоты. Этим и объясняется более позднее (на 5—7 дней) цветение опушенных экземпляров, происходящих из южной части ареала, в сравнении с типичными *L. pumilum* (*L. pumilum* var. *pumilum*).

Таким образом, в результате всестороннего анализа мы приходим к выводу, что опушенные экземпляры, произрастающие в южных районах ареала вида, отличаются от *L. pumilum* var. *pumilum* коротко опушенным стеблем, белым рыльцем, более широкими, по сравнению с наружными, листочками околоцветника и несколько более поздним цветением. С другой стороны, общий облик этих растений очень сходен, как и целый ряд их признаков — признаков луковицы и листьев, окраска и форма цветка, экология, а также ход онтогенетического развития и морфогенез. Как уже отмечалось выше, признаки, отличающие эти растения, не являются исключительно присущими той или иной группе растений — неопушенным или опушенным из южных районов ареала. Эти признаки (белое рыльце, более широкие [на 1—3 мм] внутренние листочки околоцветника, коротко опушенное основание стебля), правда, реже и в меньшей степени, нежели на юге ареала, мы встречаем у растений из различных районов ареала *L. pumilum* Delile. Все это приводит нас к выводу, что особи южных районов ареала не являются самостоятельным видом, а могут быть отнесены только в ранг разновидности. Приводим описание ее.

L. *pumilum* var. *sinensium* (Gand.) M. Baran. stat. nov. — *L. sinensium* Gand. 1919, Bull. Soc. Bot., France, t. 66 : 292. — *L. tenuifolium* auct. non Fisch. 1812, Catal. Horti Gorenk.: 8; Wils. 1925, Lilies East Asia: 83 p. p. — *L. potaninii* Vrischcz 1968, Бот. журн. 53, 10 : 1472.

Typus: Herb. Chanet, № 514.

В отличие от типовой разновидности *L. pumilum* var. *pumilum* у *L. pumilum* var. *sinensium* стебель коротко опушен по всей длине, рыльце белое; внутренние листочки околоцветника несколько шире наружных. Цветение (в Ленинграде) — начало июля.

ЛИТЕРАТУРА

Баранова М. В. (1966). О географическом распространении видов флоры СССР. Бот. журн., 51, 12. — Врищ Д. Л. (1968). Узколистные виды лилий Дальнего Востока. Бот. журн., 53, 10. — Комаров В. Л. (1901). Флора Маньчжурии, I. — Литвинов Д. Н. (1908). Список растений гербария русской флоры, 7. — Baker J. G. (1875). Revision of the Genera and Species of *Tulipeae*. Journ. Linn. Soc., XIV. — Elwes H. J. (1880). A Monograph of the Genus *Lilium*. — Fischer F. (1808). Catalogue du Jardin des Plantes de S. E. Mr. le Comte Alexis de Razoumoffsky à Gorenki, pres de Moscou. — Fischer F. (1812). Catalogue du Jardin des Plantes de son excellence Mr. le comte Alexis de Razoumoffsky a Gorenki. — Gandoger M. (1919). Sertum plantarum novarum. Bull. Soc. Bot. de France, 66. — Gmelin J. G. (1747). Flora Sibirica, I. — Kunth C. S. (1843). Enumeratio plantarum. T. 4. — Lightly R. (1968). The lilies of Korea, Lily Year Book, 33. — Linnaeus C. (1753). Species plantarum. — Pallas P. S. (1776). Reise durch verschiedene Provinzen des Rusischen Reichs. III. — Pallas P. S. (1781). Enumeration plantarum quae in Horto Procopii á Demidof Moscuae vigent. — Petrov J. (1816). Index Plantarum horti Imperatoriae Medico-chirurgicae Academiae. — Redouté P. J. (1812). Plantarum historia succulentarum. Histoire des plantes grasses, VII. — Redowsky (1804, 1805). Enumeration plantarum quae in horto Alexii á Razumowsky in pago Mosquensi Yorinka vigent. — Regel E. (1865). *Lilium pumilum* Redouté. Gartenflora, t. 14. — Roemer J., A. Schultes. (1829). Sistema Vegetabilium, 7 : 1. — Stafleu F. A. (1967). Taxonomic literature. A selective guide to botanical publications with dates, commentaries and types. Regnum vegetabile, 52. — Terechowsky M. M. (1796). Catalogus Plantarum Horti Imperiali Medici botanici Petropolitani in Insula Apothecaria. — The Botanical Magazine by W. Curtis. (1832), 59. — Wilson E. H. (1925). The Lilies of Eastern Asia. — Woodcock H. D. a. Coutts, (1936). Lilies, their Culture and Management. — Woodcock H. D. a. W. T. Stearn. (1950). Lilies of the World.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 24 IX 1970).

SUMMARY

The history of the description and of the introduction into cultivation of the dwarf lily is specified on the basis of the revision of the original sources. It is established, that the author of *Lilium pumilum* is Delile, not De Candolle as it was thought earlier.

The article comprises the information on the area of *L. pumilum* Delile compiled on the basis of studying the herbaria of numerous botanical institutions of the Soviet Union. The ample live material of *L. pumilum* from the different parts of its area was used for the detailed studies on its morphology, ontogenesis and morphogenesis. A variety of this species, viz. *L. pumilum* var. *sinensium* (Gand.) M. Baran. is distinguished. It grows in the southern parts of the area of the species, i. e. in the northern and north-eastern provinces of China.

УДК 581.845 : 633.51

А. С. Дариев

СРАВНИТЕЛЬНОАНАТОМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ТРИБЫ *HIBISCEAE*. I. СТРОЕНИЕ ЛИСТЬЕВ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *GOSSYPIUM*

С 2 рисунками

A. S. DARIYEV. A COMPARATIVE ANATOMICAL INVESTIGATION OF THE TRIBE *HIBISCEAE*. I. LEAF STRUCTURE IN SOME SPECIES OF *GOSSYPIUM*

На основании изучения анатомии листа 17 видов установлено, что для *Gossypium* типичны анизоцитный тип устьичного аппарата и относительно постоянный суммарный устьичный индекс в пределах секций. У 14 видов установлена прямая корреляционная связь между величиной коэффициента палисадности и площадью сечения проводящего пучка главной жилки. По признакам анатомического строения листьев виды секции *Thespesiastra* занимают обособленное положение среди других видов. По анатомическому строению листьев род *Gossypium* является ксерофитизированным тропофитом.

Анатомическое исследование листьев видов *Gossypium* дополняет общую морфологическую характеристику этих видов, необходимую для выяснения родственных связей внутри рода, а также в какой-то мере уточняет представление о приспособительных структурах к условиям обитания.

В роде *Gossypium* L.[1] — 35 видов, принадлежащих к трем подродам и шести секциям.

Виды подрода *Karpas* распространены по всей Неотропической области. Три культивируемых вида, *G. hirsutum, G. tricuspidatum* и *G. barbadense,* распространены по всем хлопководческим странам мира.

Виды подрода *Eugossypium* распространены исключительно в Палеотропической области, обитают в диком состоянии в саваннах, приморских полупустынях и пустынях Африки, Аравии и Азии. Два вида этого подрода, *G. herbaceum* и *G. arboreum,* в культурном состоянии широко распространились по тропическому и субтропическому поясам Старого Света, почти не выходя за их пределы.

Виды подрода *Sturtia* обитают в северо-западной, западной и центральной Австралии и на соседних островах, а также на о. Тимор.

В литературе имеется ряд работ, посвященных анатомическому строению листа и стебля видов *Gossypium*. М. и Е. Магитт (1929) в результате изучения некоторых старосветских и новосветских хлопчатников пришли к выводу, что листья видов Нового Света имеют дорсивентральное строение, а листья видов Старого Света — изолатерально-палисадное. Веббер (Webber, 1938) отметила ошибочность такого утверждения в связи с изменчивостью этого признака. Изучив строение листьев и стеблей ряда видов Старого и Нового Света, она пришла к заключению, что виды внутри каждой группы заметнее отличаются друг от друга по анатомическим признакам, чем группы видов между собой.

Е. А. Мокеева (1960) в результате изучения анатомической структуры ряда культурных и диких видов хлопчатника пришла к заключению, что «...структура листа хлопчатника говорит о ее мезофитности, которую она сохранила в течение всей эволюции рода»; она не соглашается в данном вопросе с Мауером (1953), который утверждает, что «...до последнего времени в науке считается, что хлопчатник — мезофитное растение, однако практика, а также последние данные систематики свидетельствуют о том, что все виды и культурные формы хлопчатника являются тропофитами». В другой работе Мауер (1954) полагает, что хлопчатник относится к ксерофитизированным тропофитам. Как увидим ниже, наши данные подтверждают это последнее предположение.

---

[1] По системе Мауера (1954).

Вышеназванными авторами с различной полнотой изучено строение листьев и стеблей 10 видов хлопчатника из групп Нового и Старого Света и одного вида австралийской группы; при этом они не преследовали цели сравнительноанатомического изучения секций и видов в связи с условиями обитания.

Нами осуществлено сравнительноанатомическое изучение листьев следующих 17 видов *Gossypium*, относящихся к 6 секциям и различающихся по форме и размерам листа, географическому распространению и экологии: подрод ***Karpas*** **Raf.**, секция *Integrifolia* Tod. — *G. davidsonii* Kellogg, *G. klotzschianum* Anderss., *G. harknessii* Brandg., *G. armourianum* Kearney, *G. raimondii* Ulbrich, *G. trilobum* (Moc. et Sessée ex DC.) Mauer; секция *Magnibrakteolata* Tod. — *G. hirsutum* ssp. *euhirsutum* Mauer, *G. tricuspidatum* ssp. *rupestre* Lam. ex Tussac., *G. barbadense* ssp. *darwinii* (Watt) Mauer, *G. tomentosum* Nutt. ef Seem.; подрод ***Euhirsutum*** **Tod.**, секция *Indica* Tod. — *G. herbaceum* ssp. *euherbaceum* Mauer, *G. arboreum* ssp. *obtusifolium* (Roxb.) Mauer; секция *Pseudopambak* Prokh. — *G. stocksii* Mast.; **подрод *Sturtia* (R. Br.) Tod.**, секция *Hibiscoidea* Tod. — *G. sturtii* F. Müll., *G. australe* F. Müll.; секция *Thespesiastra* Tod. — *G. thespesioides* (Benth.) F. Müll. и *G. flaviflorum* (F. Müll.) Tod.

Листья последних трех видов изучены по гербарным материалам, у остальных видов изучались листья живых растений из коллекций Института экспериментальной биологии растений АН Узб. ССР, Института селекции и семеноводства хлопчатника и Среднеазиатской опытной станции ВИРа (Ташкент) в 1967—1969 гг.

Как на гербарном материале, так и у живых растений изучались зрелые листья. Описание эпидермальных клеток сделано по Захаревичу (1954 г.). Цифры, характеризующие отдельные признаки (число слоев и толщина, число устьиц и эпидермальных клеток и волосков на 1 мм^2), представляют собой среднее арифметическое из 10—15 измерений, проведенных на препаратах, приготовленных из 3—5 листьев.

Результаты исследования

Наружные стенки клеток верхней эпидермы изучаемых видов более или менее утолщены по сравнению с таковыми нижней эпидермы. Очертания стенок клеток верхней эпидермы прямолинейные или округлые, реже округло-извилистые, в проекции многоугольные или слегка вытянутые, и лишь у *G. trilobum* и *G. sturtii* слабоизвилистые, проекция площади клеток многоугольная. Околоустьичных клеток в основном три, они отличаются от других эпидермальных клеток по размерам и форме — анизоцитный тип устьичного аппарата, хотя Меткаф и Чок (Metcalfe a. Chalk, 1965) считают характерным для всего сем. *Malvaceae* анамоцитный тип. Наряду с анизоцитным типом, хотя и реже, встречается и парацитный тип (от 10 до 20% от общего числа). Как правило, клетки верхней и нижней эпидермы, расположенные над проводящими пучками листа, вытянутой формы, с прямолинейными стенками и в 2—3 раза (в зависимости от порядка жилок) крупнее других эпидермальных клеток.

Почти 50% изучаемых видов *Gossypium* имеют голые или почти голые листья; листья у *G. stocksii, G. harknessii* опушены очень редко расположенными полузвездчатыми, прижатыми к эпидерме короткими волосками; у *G. sturtii, G. armourianum* и *G. trilobum* листья голые; у *G. davidsonii, G. raimondii, G. thespesioides* и *G. flaviflorum* — густо опушенные (см. таблицу).

Из 17 видов лишь у *G. armourianum* листья имеют изопалисадное строение, у 9 видов — изолатерально-палисадное и у 7 видов — дорсивентральное. У листьев с изолатерально-палисадным строением клетки палисадной ткани неоднородны: у верхнего слоя они длиннее клеток нижнего слоя. Мезофилл листа видов *Gossypium* состоит в основном из 4 слоев, реже — из 5 и лишь у *G. thespesioides* и *G. flaviflorum* — из 5—8 слоев.

Анатомические признаки

Секция	Вид	Верхняя эпидерма			
		число устьиц на 1 мм^2	число эпидермальных клеток на 1 мм^2	число слизистых клеток на 1 мм^2	число волосков на 1 мм^2
Integrifolia Tod.	*Gossypium davidsonii* Kellog. . . .	124	1220	6	22
	G. klotzschianum Andress. . .	120	930	28	4
	G. harknesii Brandg.	138	1100	—	4
	G. armourianum Kearney	129	1220	80	5
	G. raimondii Ulbr.	164	1464	—	29
	G. trilobum (Moc. et Sessé ex DC.) Mauer	118	1070	15	4
Magnibracteolata Tod.	*G. hirsutum* ssp. *euhirsutum* Mauer . . .	110	768	—	2
	G. tricuspidatum ssp. *rupestre* Lam. ex Tussac.	107	882	2	2
	G. barbadense ssp. *darwinii* (Watt.) Mauer	100	790	—	7
	G. tomentosum Nutt. ex Seem.	103	1180	—	102
Indica Tod.	*G. herbaceum* ssp. *euherbaceum* Mauer . .	143	1150	—	16
	G. arboreum ssp. *obtusifolium* (Roxb.) Mauer	143	1036	—	12
Pseudopambak Prokh.	*G. stocksii* T. Mast.	150	860	6	3
Hibiscoidea Tod.	*G. sturtii* F. Müll.	100	883	—	2
	G. australe F. Müll.	150	916	66	73
Thespesiastra Tod.	*G. thespesioides* (Benth.) F. Müll. . .	17	1000	100	2
	G. flaviflorum (F. Müll.) Tod.	60	1071	72	5

Проводящий пучок главной жилки у разных видов различается главным образом по площади поперечного сечения; она очень мала у *G. harknessii*, *G. armourianum*, мала у *G. arboreum* ssp. *obtusifolium*, *G. stocksii*, *G. sturtii* и *G. davidsonii*, очень велика у *G. raimondii* и *G. hirsutum* ssp. *euhirsutum*. Другие виды по этому признаку занимают промежуточное положение.

Как видно из данных таблицы, у подавляющего большинства изученных видов наблюдается некоторая корреляция между величиной площади поперечного сечения проводящего пучка и коэффициентом палисадности. Например, самый малый коэффициент палисадности (41.1) у *G. raimondii*, у которого площадь поперечного сечения проводящего пучка также мала (25), велика она у *G. armourianum* (37), который имеет коэффициент палисадности больше всех (100) (см. таблицу).

Листья большинства видов хлопчатника, на наш взгляд, характеризуются ксероморфными признаками: изолатерально-палисадным строением мезофилла, наличием слизистых клеток в эпидерме, которые, как известно, выполняют водозапасающую функцию, наличием водозапасающей ткани вокруг проводящего пучка, относительной крупностью эпидермальных клеток верхней стороны листа. Различные виды отличаются друг от друга размерами и формой клеток, количеством устьиц, толщиной пластинки листа, реже — количеством слоев мезофилла (рис. 1 и 2). Как известно, такие показатели, как число устьиц и клеток верхней и нижней эпидермы на единицу площади, изменчивы в пределах вида и даже особи; поэтому мы выводили суммарный устьичный индекс (Stace, 1965), который в пределах каждой секции *Gossypium* оказался относительно постоянным. Характерными признаками для видов является число слоев, коэффициент палисадности и площадь сечения проводящего пучка главной жилки; тип устьичного аппарата и число побочных клеток характерны для рода.

Обсуждение

Изучение анатомического строения листьев некоторых видов *Gossypium* L. позволяет выявить ряд общих признаков, свойственных роду, а также сходство и различия между секциями и внутри секций.

листа некоторых видов *Gossypium*

Нижняя эпидерма				Суммарное число устьиц на 1 мм²	Суммарное число эпидермальных клеток на 1 мм²	Суммарный устьичный индекс	Мезофилл					Величина площади поперечного сечения проводящего пучка в процентах от площади сечения главной жилки
число устьиц на 1 мм²	число эпидермальных клеток на 1 мм²	число слизистых клеток на 1 мм²	число волосков на 1 мм²				толщина пластинки листа, в мм	высота клеток палисадной паренхимы, в мм	число палисадных слоев	число слоев губчатой ткани	коэффициент палисадности	
250	1500	—	150	374	2720	12	0.19	0.11	2	2	69	31
200	1183	25	35	320	2113	12.7	0.22	0.12	2	2	66.5	30
198	1350	—	4	326	2450	11.8	0.25	0.14	2—3	2—3	70	34
251	1280	64	4	380	2500	13.2	0.23	0.18	4	—	100	37
300	1645	—	60	464	3109	13	0.15	0.05	1	3	41.1	25
250	1320	—	3	368	2392	13.3	0.20	0.085	1	3	51.8	28
202	900	—	3	312	1668	15.77	0.34	0.14	1	3	48.2	33
250	1057	—	4	357	1939	15.6	0.27	0.15	2	2	64	34
250	1100	—	3	380	1890	15.6	0.35	0.16	1	3	51.6	28.7
214	1392	—	120	317	2572	11	0.25	0.15	2	2	70	34
370	1386	—	13	513	2536	16.7	0.25	0.12	2	2	57	30
358	1440	—	12	501	2476	16.9	0.33	0.19	2	2	62	31
266	1350	10	2	416	2210	15.8	0.22	0.16	3	1	78	33.6
265	1133	—	2	365	2016	15.3	0.19	0.085	1	3	57	38
250	1300	60	83	400	2216	15.3	0.19	0.13	2	2	80	35
643	1714	—	400	657	2714	19.5	0.13	0.036	1	4—5	36	60
790	2500	—	280	850	3571	19.2	0.175	0.05	1	5—6	38	45

Виды, принадлежащие к некоторым секциям, по анатомическим признакам больше отличаются, чем некоторые секции друг от друга; эти отличия, как количественного, так и качественного характера, по-видимому, связаны с приспособлением к различным условиям местообитания.

У видов секции *Integrifolia* листья округло-яйцевидные или овально-сердцевидные, цельнокрайные или почти цельнокрайные, за исключением *G. trilobum*, для которого характерны пальчато расчлененные листья. Листья *G. raimondii* очень крупные (16×18 см) [1], у *G. trilobum* также довольно крупные, у других — средние и мелкие. Листья *G. davidsonii* и *G. raimondii* опушены густо расположенными звездчатыми волосками, листья других видов голые или почти голые, плотные, кожистые.

Виды этой секции распространены в основном в Мексике, Нижней Калифорнии, на островах Калифорнийского залива и соседних островах.

Изучаемые представители секции характеризуются суммарным устьичным индексом 11.8—13.3. Стенки клеток верхней эпидермы листа у *G. raimondii* и *G. davidsonii* прямолинейные, проекция площади клеток многоугольная; нижняя эпидерма мелкоклетная (1500—1645), очертания клеточных стенок извилистые, в проекции клетки вытянутые. *G. harknessii* отличается от других видов тем, что оболочки клеток верхней и нижней эпидермы прямолинейные, проекция площади клеток многоугольная или округлая. У *G. trilobum* стенки клеток верхней эпидермы слабоизвилистые, нижней эпидермы извилистые, проекция площади клеток вытянутая; у других видов стенки клеток верхней и нижней эпидермы прямолинейные или округло-извилистые, проекция площади слегка вытянутая (рис. 1).

Листья *G. raimondii* и *G. trilobum* имеют дорсивентральное строение — один слой палисадной и три слоя губчатой ткани, с коэффициентом палисадности соответственно 41.1 и 51.8. Большое количество устьиц и мелкоклетность эпидермы обеих поверхностей, извилистость нижней эпидермы, низкий коэффициент палисадности, величина площади сечения проводящего пучка главной жилки и большие размеры листа у *G. raimondii* свидетельствуют о том, что этот вид — наиболее мезоморфный в секции. Это, по-видимому, объясняется тем, что этот вид произрастает в мезофильных

---

[1] Данные о размерах и форме листьев приведены по Мауеру (1954).

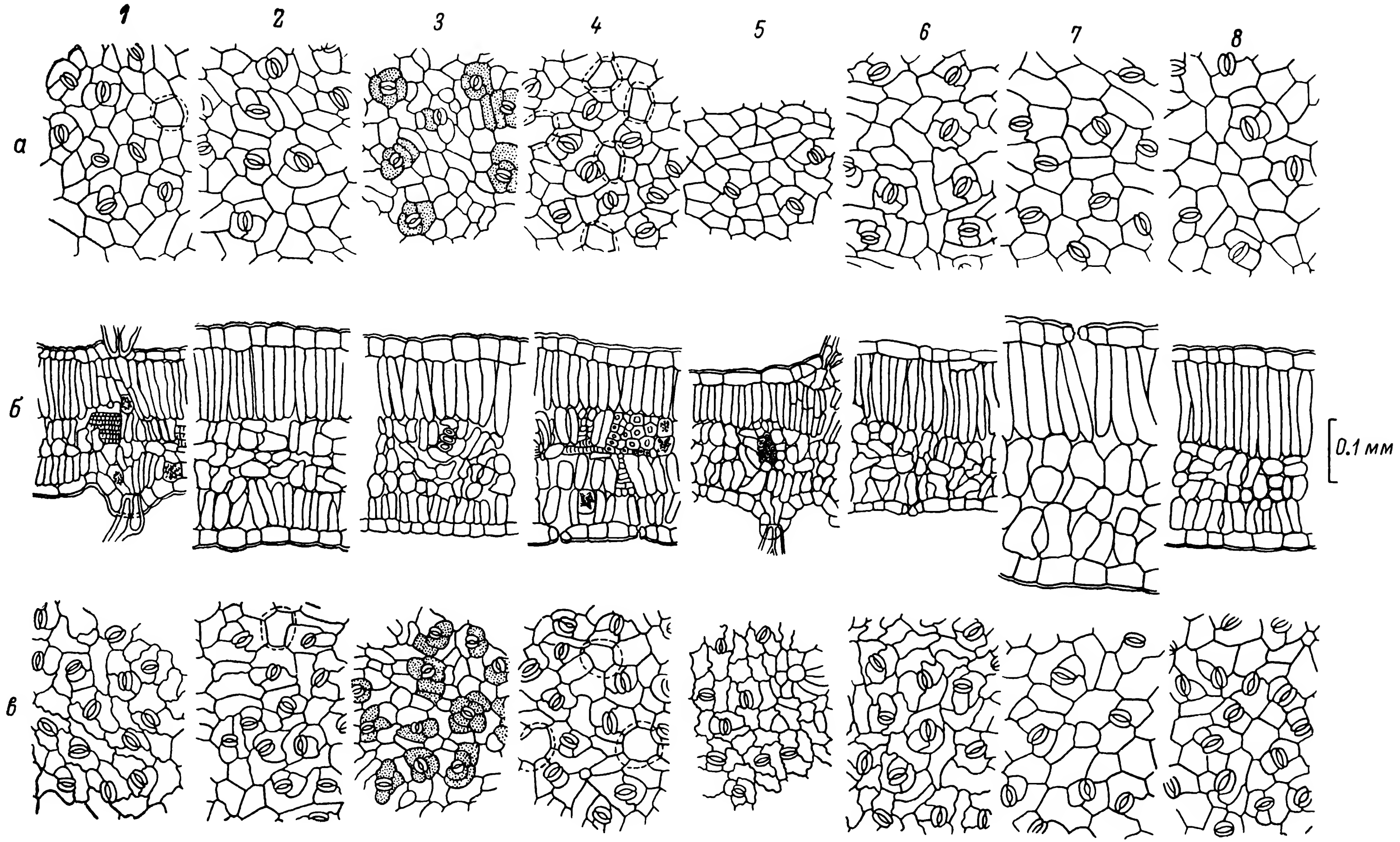


Рис. 1. Анатомическое строение листа некоторых видов *Gossypium*.

а — верхняя эпидерма; *б* — поперечный срез листа; *в* — нижняя эпидерма. *1* — *G. davidsonii* Kellog.; *2* — *G. klotzschianum* Anderss.; *3* — *G. harknessii* Brandg.; *4* — *G. armourianum* Kearney; *5* — *G. raimondii* Ulbr., *6* — *G. trilobum* (Moc. et Sessé ex DC.) Mauer; *7* — *G. hirsutum* ssp. *euhirsutum* Mauer; *8* — *G. tricuspidatum* ssp. *rupestre* Lam. ex Tussac.

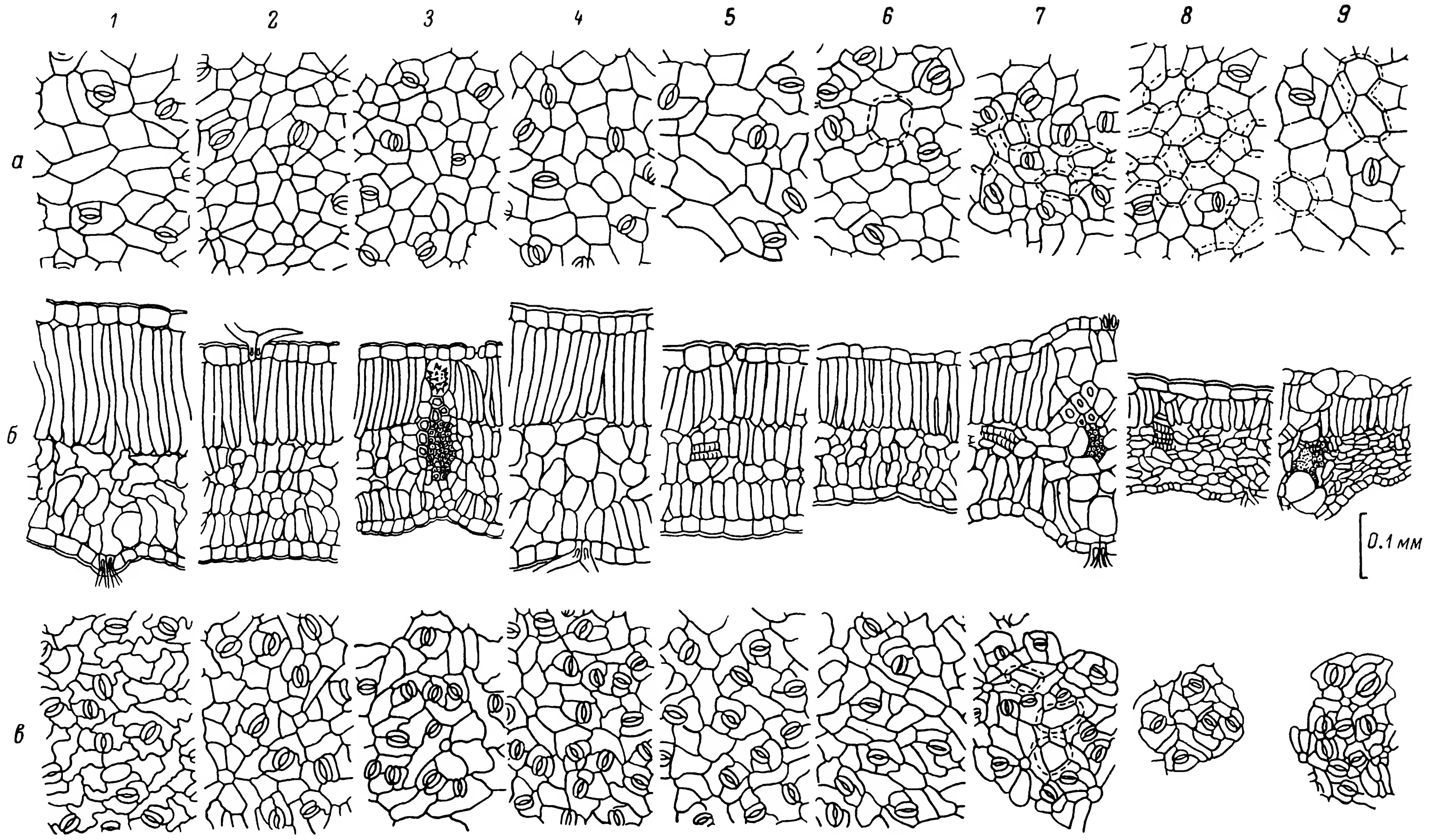


Рис. 2. Анатомическое строение листа некоторых видов *Gossypium*.

а — верхняя эпидерма; *б* — поперечный срез листа; *в* — нижняя эпидерма. *1* — *G. barbadense* ssp. *darwinii* (Watt) Mauer; *2* — *G. tomentosum* Nutt. ex Seem.; *3* — *G. herbaceum* ssp. *euherbaceum* Mauer; *4* — *G. arboreum* ssp. *obtusifolium* (Roxb.) Mauer; *5* — *G. stocksii* T. Must.; *6* — *G. sturtii* F. Müll.; *7* — *G. australe* F. Müll.; *8* — *G. thespesiodes* (Benth.) F. Müll., *9* — *G. flaviflorum* (F. Müll.) Tod.

условиях по берегам рек Лас-Уертас, Санта-Анна и Магдалена в северном Перу с годовой суммой осадков 500—1000 мм, основная часть которых выпадает весной и летом. Напротив, лист *G. armourianum* имеет изопалисадное строение. Относительная крупноклетность верхней эпидермы, наличие большого количества слизистых клеток в эпидерме обеих поверхностей, изопалисадность мезофилла, большая величина площади проводящего пучка главной жилки и малые размеры листьев свидетельствуют о большей ксероморфности этого вида. Такая структура опять-таки связана, вероятно, с экологическими условиями его местообитания: вид произрастает на о. Сан-Маркос в Калифорнийском заливе, в условиях пустынь и полупустынь, где годовая сумма осадков не превышает 150—200 мм.

Веббер (1938) и Меткаф и Чок (1965) сообщают о наличии слизистых клеток лишь в эпидерме листа *G. klotzschianum.* Нами слизистые клетки обнаружены также в эпидерме *G. trilobum* и *G. davidsonii* (см. таблицу и рис. 1). Мезофилл листа других видов имеет изолатерально-палисадное строение.

Как видно из данных таблицы, для видов этой секции характерна прямая корреляция между величиной коэффициента палисадности и площадью сечения проводящего пучка главной жилки и обратная корреляция между размерами листа и площадью сечения проводящего пучка главной жилки. Другими словами, чем лист ксероморфнее, тем выше коэффициент палисадности и более велика площадь сечения проводящего пучка главной жилки.

Виды секции *Magnibrakteolata* являются эндемиками прибрежных полузасушливых областей тропического пояса Северной, Центральной и Южной Америки и островов Вест-Индии и один вид, *G. tomentosum,* — Гавайских островов. Виды секции имеют пальчато расчлененные листья; размеры их у *G. hirsutum* ssp. *euhirsutum* крупные, у *G. barbadense* ssp. *darwinii* — менее крупные, у других — средние.

Представители этой секции отличаются от видов секции *Integrifolia* малым и почти одинаковым количеством устьиц и прямолинейными стенками клеток верхней эпидермы, проекция площади клеток многоугольная или ромбическая, в эпидерме отсутствуют слизистые клетки. У *G. tomentosum,* в отличие от других видов секции, клетки верхней эпидермы средних размеров, нижняя эпидерма мелкоклетная, суммарный устьичный индекс равен 11. У других видов верхняя эпидерма крупноклетная, клетки нижней эпидермы также крупнее, чем у видов секции *Integrifolia;* суммарный устьичный индекс равен 15.6—15.7. Очертания стенок клеток нижней эпидермы более или менее прямолинейные, реже слегка извилистые, проекция площади клеток многоугольная или слегка вытянутая (рис. 1, 2), исключение — *G. borbadense* ssp. *darwinii*, у которого они извилистые, а в проекции вытянутые.

Мезофилл листа *G. hirsutum* ssp. *euhirsutum* и *G. barbadense* ssp. *darwinii* имеет дорсивентральное строение с коэффициентом палисадности соответственно 48 и 51.6. *G. hirsutum* введен в культуру еще до нашей эры (Мауер, 1954), второй вид произрастает в таких же мезофильных условиях, что и *G. raimondii.* У *G. tricuspidatum* и *G. tomentosum* — изолатерально-палисадное строение.

Следует отметить, что вид *G. tomentosum* по всем анатомическим признакам обособлен. По количеству устьиц и очертанию клеток верхней эпидермы он сходен с другими видами своей секции, по суммарному же устьичному индексу и коэффициенту палисадности стоит ближе к виду *G. harknessii* (т. е. к диким видам Нового Света), по количеству эпидермальных клеток близок к видам секции *Indica* (к видам Старого Света) и по войлочноопушенности — к некоторым видам австралийской группы (см. таблицу). Интересно в этой связи привести высказывание Мауера (1954): «Вид этот ... является звеном, соединяющим флору неотропической области с флорой Полинезии, и единственным эндемичным представителем рода *Gossypium* на Тихоокеанских островах».

Представители секции *Indica,* изученные нами, распространены по странам Африки и Азии: *G. herbaceum* ssp. *euherbaceum* (культурная форма) распространены в Передней и Малой Азии и *G. arboreum* ssp. *obtusifolium* — в пустыне, в районе Карачи, Гуджерате, Касиаваре и Декане.

Листья пальчато-лопастные, средней опушенности, волоски средней длины, звездчатые. Листья у *G. herbaceum* ssp. *euherbaceum* средней величины, у *G. arboreum* ssp. *obtusifolium* — мелкие. Эти виды по анатомическому строению листьев сходны, характеризуются одинаковым числом устьиц на единицу площади и суммарным устьичным индексом 16.7—16.9 (см. таблицу). Мезофилл листа имеет изолатерально-палисадное строение. Оболочки клеток верхней эпидермы прямолинейные, в проекции многоугольные, нижней эпидермы — извилистые или округло-извилистые, в проекции несколько вытянутые.

Из видов секции *Pseudopambak* нами изучен лишь *G. stocksii,* распространенный в наиболее жарких районах тропического пояса, вблизи морского побережья, но в пустынных скалистых районах с незначительной суммой годовых осадков. Листья этого вида трех- или пятилопастные, мелкие, кожистые, почти голые. От изученных видов других секций отличается суммарным устьичным индексом 15.8 и изолатерально-палисадным мезофиллом листа, состоящим из трех слоев (двух верхних, одного нижнего) палисадной и одного слоя губчатой паренхимы. Клетки верхней эпидермы крупные (как у листьев большинства видов секции *Magnibrakteolata*), очертания оболочек клеток прямолинейные или слабоизвилистые, проекция площади клеток многоугольная. Стенки клеток нижней эпидермы извилистые, в проекции вытянутые. В эпидерме имеются слизистые клетки (рис. 2). Высокий коэффициент палисадности и наличие в эпидерме слизистых клеток говорят о том, что этот вид является более ксероморфным по сравнению с видами вышеописанных секций (за исключением *G. armourianum*).

Листья изученных видов секции *Hibiscoidea* округло-яйцевидные (*G. sturtii*) или продолговато-округло-яйцевидные (*G. australe*), цельнокрайные. Листья *G. sturtii* мелкие, голые, у *G. australe* крупнее, чем у *G. sturtii,* опушение густое, войлочное.

G. sturtii произрастает по берегам рек и русел горных потоков, по ущельям и оврагам, в районах с годовым количеством осадков 300—1000 мм. *G. australe* произрастает в самых разнообразных условиях: от пустыни до саванн и субтропической зоны, с годовой суммой осадков от 200 до 1600 мм, большая часть которых выпадает в зимние и осенние месяцы.

Для обоих видов характерен одинаковый суммарный устьичный индекс 15.3. Верхняя эпидерма крупноклетная, стенки клеток слабоизвилистые; стенки клеток нижней эпидермы извилистые, в проекции вытянутые (как и у большинства листьев с мезоморфной структурой). Мезофилл листа имеет дорсивентральное строение. Лист *G. australe* отличается от листа *G. sturtii* изолатерально-палисадным строением мезофилла, наличием большого количества слизистых клеток в эпидерме и крупных водозапасающих клеток вокруг проводящего пучка, т. е. признаками ксероморфной структуры, сходными с таковыми у некоторых видов секции *Integrifolia.*

Виды секции *Thespesiastra* распространены в северной и северо-западной Австралии: *G. thespesioides* — на северном побережье Земли Арнгем с годовой суммой осадков 1000—2000 мм и *G. flaviflorum* — в северо-западной Австралии, вблизи р. Глеленг, в местности с годовой суммой осадков 500—800 мм, большая часть которых выпадает в зимне-весенние месяцы.

Листья *G. thespesioides* округло-яйцевидные, слабосердцевидные, цельнокрайные, сверху голые, снизу густо войлочноопушенные; у *G. flaviflorum* — ромбовидные или округлые, цельнокрайные, снизу густо войлочноопушенные, размеры их крупнее, чем у *G. thespesioides.*

Виды этой секции отличаются от всех изученных видов других секций наименьшим количеством устьиц верхней эпидермы, наибольшим количеством устьиц и клеток нижней эпидермы (особенно у *G. flaviflorum*), самым низким коэффициентом палисадности и суммарным устьичным индексом 19.5—19.2. Очертание стенок клеток верхней эпидермы прямолинейное, в проекции клетки многоугольные, подобно верхней эпидерме у *G. raimondii*; очертания стенок клеток нижней эпидермы округло-извилистые (?), в проекции вытянутые. Строение листа дорсивентральное, состоящее из одного слоя палисадной и 5—8 слоев губчатой ткани. Часто вокруг проводящего пучка имеются гигантские водозапасающие клетки.

Видам этой секции свойственны как ксероморфные признаки (наличие в эпидерме большого количества слизистых клеток и водозапасающих клеток в мезофилле, многослойный мезофилл), так и мезоморфные признаки (дорсивентральное строение листа, единичные устьица на верхней эпидерме и большое количество устьиц и эпидермальных клеток на нижней стороне листа).

Для всех дикорастущих видов (за исключением *G. sturtii* и видов секции *Thespesiastra*), а также культурного подвида *G. herbaceum* ssp. *euherbaceum* характерна относительная корреляция между величиной коэффициента палисадности и площадью сечения проводящего пучка главной жилки и обратная корреляция между величиной площади сечения главной жилки и крупностью листа. Иными словами, чем лист ксероморфнее, тем выше коэффициент палисадности и площади сечения проводящего пучка главной жилки, а размеры листа — меньше. Это свидетельствует о родственной связи видов рода, а суммарный устьичный индекс секций — о родственности видов внутри секций.

Наименьшее количество устьиц (особенно у *G. thespesioides*) на верхней эпидерме, очень большое количество устьиц и клеток нижней эпидермы, многослойность мезофилла листа, малый коэффициент палисадности и обратная корреляция между коэффициентом палисадности и площадью сечения проводящего пучка главной жилки ставят виды секции *Thespesiastra* в особое положение в роде *Gossypium*.

В результате анализа полученных данных можно считать в целом род *Gossypium* ксерофитизированным тропофитом, что согласуется с предположением Мауера.

В заключение считаю своим долгом выразить благодарность своему научному консультанту проф. В. К. Василевской за ценные советы и руководство работой.

ЛИТЕРАТУРА

Магитт М. и Е. Магитт. (1929). Этюды по анатомии хлопчатника, 1. Палисадная паренхима в листе хлопчатника. Журн. Русск. бот. общ., 14, 1. — Мауер Ф. М. (1953). Основные положения систематики хлопчатника. Тр. Инст. сельск. хоз. АН УзССР, 1. — Мауер Ф. М. (1954). Происхождение и систематика хлопчатника. I. — Мокеева Е. А. (1960). Морфология и анатомия хлопчатника. III. — Metcalfe C. R. a. L. Chalk. (1957, 1965). Anatomy of the dicotyledons, I. — Stace C. A. (1965). Cuticular studies as an aid to plant taxonomy. Bull. British Museum (Nat. History), 4, 1. — Webber I. (1938). Anatomy of the leaf and stem of *Gossypium*. Journ. of agricult. research, 57, 4.

(Получено 27 IV 1970).

SUMMARY

On the basis of the investigation of the leaf in 17 species of *Gossypium* it is established, that the features characteristic of this genus are the anisocytic type of stomatal apparatus and a summary stomatal index relatively constant within sections.

A direct correlation between the value of the palisade coefficient and the cross-section area of the midrib conducting bundle is established for 14 species. With respect to the characteristics of the leaf anatomical structure the species belonging to the section *Thespesiastra* occupy a special position apart from other species.

With respect to the anatomical structure of leaves the genus *Gossypium* is a xerophilized tropophyte.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 581.526.45 : 631.175 (018)

Г. Д. Дымина

МЕТОДИКА ОПРЕДЕЛЕНИЯ ХОЗЯЙСТВЕННОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ ТРАВОСТОЯ В ЛУГОВЫХ СООБЩЕСТВАХ

G. D. DYMINA. METHODS OF ESTIMATING THE ECONOMIC PRODUCTIVITY OF A SWARD IN MEADOW COMMUNITIES

В статье приводятся результаты многолетней работы по изысканию оптимального размера и лучшей формы укосных площадок на различных типах лугов Дальнего Востока. Выявляется значение мозаики травостоя на указанные выше показатели, даются практические рекомендации по количеству и размерам укосных площадок на различных типах лугов.

При изучении лугов как с чисто хозяйственной, так и с различных научных точек зрения ценным и важным показателем является хозяйственная продуктивность их. Наиболее общепринятым методом определения продуктивности является укосный метод, но, несмотря на его распространенность, метод слабо разработан. В рекомендациях по его применению указывается различное количество учетных площадок разного размера и формы. Рекомендации обычно даются в общем виде, без учета специфики изучаемого травяного сообщества. Некоторые авторы советуют определять продуктивность на больших делянках. Н. С. Конюшков (1961) при определении урожайности сенокосов и пастбищ на стационарах рекомендует проводить сплошной учет на площадках 100 м^2 или брать 2 площадки размером 25—50 м^2. При аналогичных учетах в экспедиционных условиях И. А. Цаценкин (1961) рекомендует брать также большие площадки в 50—100 м^2 в двух повторностях. Учеты на площадках в 2 м^2, 5 м^2 в 4-кратной повторности или 1 м^2 в 10-кратной указанный автор допускает как крайние и нежелательные. Эти рекомендации никак не обосновываются и противоречат высказываниям других авторов, также нередко необоснованным.

Большинство исследователей рекомендует проводить учеты на небольших площадках. И. В. Ларин (1966) рекомендует брать метровые квадраты в 4—5-кратной повторности. А. Г. Воронов (1963) площадку в 1 м^2 указывает как обычную. П. Д. Ярошенко (1961) рекомендует брать укосы не менее чем с 4 метровых площадок или с 5—6 четвертьметровых. М. В. Марков (1962) считает целесообразным уменьшить размер площадки до 0.1 м^2 и брать их в пределах фитоценоза не менее 20.

На разнообразие рекомендаций при учете продуктивности укосным методом указывала В. М. Понятовская (1964). Она же отмечала, что нельзя установить стандартного числа закладываемых площадок, ибо требуемая повторность зависит от степени изменчивости изучаемого объекта и устанавливаемой точности исследования. В последнее время стали появляться работы, в которых приводятся обоснованные рекомендации по методике применения укосного метода для определения общей продуктивности травяного покрова (Голубев и др., 1967; Матвеева, 1967). Аналогичные исследования в пустынных полукустарничковых пастбищах проведены Б. А. Быковым и А. Г. Головиной (1965). Общие требования, необходимые для получения достоверных данных в работах по биологической продуктивности, сформулированы В. И. Василевичем (1969а, б).

По Дальнему Востоку работ, аналогичных вышеприведенным, мы не нашли. Цель настоящей статьи — хотя бы приближенно ответить на вопрос, какого размера и формы и в каком количестве нужно закладывать укосные площадки для получения с определенной точностью данных по хозяйственной продуктивности лугов Дальнего Востока. Задачей нашей работы является также выявление зависимости этих показателей от типа луга, видового его состава и морфологического строения.

Сбор материала проводился в 1964—1969 гг. на территории Приморского края и Амурской области. Об объеме материала, использованного в статье, можно судить по данным наших таблиц (особенно последней).

Методика сбора материала несколько видоизменялась, упрощалась из года в год по мере накопления опыта. В начале работы, в 1964—1966 гг., мы брали укосы на определенном типе луга с площадок разной величины от 0.04 до 25 м^2. Повторность маленьких площадок была большая, до 100 раз, для больших, ввиду трудоемкости их взятия, 5—15-кратная. Травостой на площадках срезался ножом или ножницами на высоте 1—2 см от поверхности почвы (планировалось срезать у поверхности, но при срезании пучка практически этого не получалось). Порядок закладки площадок — систематический.

Работа первых двух лет выявила трудности и несовершенство принятой методики. Закладка большого количества площадок различной величины и формы в значительном числе повторностей при условии соблюдения систематичности расположения, да и при любом другом порядке закладки площадок, требует значительной общей площади объекта. Так, в 1964 г. на придатковоосоковом лангсдорфововейниково-разнотравном лугу общая площадь всех скошенных площадок[1] составила 353 м^2, а площадь, на которой они были заложены, — около 1000 м^2. На лугах, особенно в поймах малых рек, найти однородную по составу травостоя площадь больших размеров довольно трудно, так как фитоценозы часто сменяют друг друга. Неоднородность травостоя приводит к неоднородности материала. Сушка укосов, взятых с большой площади, требует очень большого помещения, при транспортировке и сушке возможны потери. Взвешивание укосов с больших площадок требует специальных весов или укос приходится взвешивать по частям.

Работать с сырым весом при закладке большого количества площадок также неудобно, так как укосы приходится брать в течение нескольких дней и, следовательно, в условиях различного насыщения растений водой, особенно при неустойчивой погоде. Это также увеличивает неоднородность материала. В результате, по данным 1966 г., на лангсдорфововейниково-разнотравно-придатковоосоковом с пушицей узколистной лугу величина урожая сырой массы в пересчете на ц/га при определении на площадках разной величины колебалась от 124 центнеров до 140.

Особенно больших затрат времени требует весь комплекс работ (скашивание, транспортировка, сушка, взвешивание) с больших площадок 4—25 м^2. Как показали дальнейшие расчеты, эти затраты ничем не оправданы, и в дальнейшем мы отказались от закладки площадок больших размеров.

Учитывая трудности прошлых лет, мы с 1967 г. стали применять новый метод сбора материала, который при работах по крайней мере методического характера, на наш взгляд, вполне пригоден, требует меньшей площади, значительно экономит время. Метод состоит в следующем. На лугу данного типа, выбранном для исследования, 25 раз через два метра в систематическом порядке устанавливалась деревянная рамка размером 1×1 м. С помощью шнура рамка делилась на 16 квадратиков со сторонами 25 см. Шнур можно одевать на рамку, как предварительно, так и после наложения ее на травостой. Срезание травостоя проводилось по указанным квадратикам. Травостой сразу взвешивался. Учет проводился только в полуденные часы в течение двух дней при солнечной устойчивой погоде. При соблюдении этих условий разница в содержании воды в травостое была весьма незначительна и не нарушала однородности материала.

После закладки указанным способом 25-метровых квадратов мы получили вес с 400 квадратиков 25×25 см. В дальнейшем путем сложения веса с соседних квадратиков в различных комбинациях мы получили 10 вариантов укосных площадок разной величины и формы (табл. 1, придатковоосоково-разнотравный с соссюреей амурской луг и табл. 2, разнотравно-осоковый луг). Иногда метод упрощался, и мет-

---

[1] Были заложены площадки: 20×20 см — 100 повторностей, 50×50 см — 50, 50×100 см — 25, 100×100 см — 15, 200×200 см — 15, 500×500 см — 5 повторностей.

ТАБЛИЦА 1

Данные статистической обработки укосов (общий сырой вес) на придатковоосоково-разнотравном с соссюреей амурской лугу

Размер площадок (в см)	Число повторностей	Площадь (в см²) одной площадки	$\bar{x}$ (в г)	σ	$S_{\bar{x}}$	P (в %)	V (в %)	Требуемое число повторностей (N) и общая площадь учета в см² при P, равном			Изменение (в %) по отношению к площадке 25×25 см		
								5%	10%	15%	площади одной учетной площадки	N при $P = 5$	общей площади учета
25×25	400	625	71	25	1.3	1.8	36	52 32500	13 8125	6 3750	100	100	100
50×50	100	2500	282	80	8.0	2.8	28	31 77500	8 20000	3 7500	400	60	238
75×75	25	5625	633	152	30.4	4.8	24	23 129375	6 33750	3 16875	900	44	398
100×100	25	10000	1170	240	48.0	4.1	20	16 160000	4 40000	2 20000	1600	31	492
25×50	200	1250	142	45	3.2	2.2	32	41 51250	10 12500	4 5000	200	79	158
25×75	125	1875	214	64	5.7	2.7	29	33 61875	8 15000	4 7500	300	63	190
25×100	100	2500	280	76	7.6	2.7	27	29 72500	7 17500	3 7500	400	56	223
50×75	50	3750	428	117	16.5	3.9	27	29 108750	7 26250	3 11250	600	56	335
50×100	50	5000	556	140	19.7	3.5	25	25 125000	6 30000	3 15000	800	48	385
75×100	25	7500	856	208	41.6	4.8	24	23 172500	6 45000	3 22500	1200	44	538

ТАБЛИЦА 2

Данные статистической обработки укосов (общийсырой вес) на разнотравно-осоковом лугу

Размер площадок (в см)	Число повторностей	Площадь (в см^2) одной площадки	$\bar{x}$ (в г)	σ	$S_{\bar{x}}$	P (в %)	V (в %)	Требуемое число повторностей (N) и общая площадь учета в см^2 при P, равном			Изменение (в %) по отношению к площадке 25×25 см:		
								5%	10%	15%	площади одной учетной площадки	N при $P = 5$	общей площади учета
25×25	400	625	84	34	1.7	2.0	40	64 40000	16 10000	7 4375	100	100	100
50×50	100	2500	338	72	7.2	2.1	21	18 45000	4 10000	1 2500	400	27	106
75×75	25	5625	739	90	18.0	2.0	12	6 33750	1 5625	1 5625	900	9	84
100×100	25	10000	1357	119	23.8	1.8	9	3 30000	1 10000	1 10000	1600	5	75
25×50	200	1250	169	52	3.7	2.2	31	38 47500	10 12500	4 5000	200	59	118
25×75	125	1875	254	60	5.4	2.1	24	23 43125	8 15000	3 5625	300	36	108
25×100	100	2500	338	70	7.0	2.1	21	18 45000	4 10000	1 2500	400	28	112
50×75	50	3750	498	84	11.8	2.3	17	12 45000	3 11250	1 3750	600	19	112
50×100	50	5000	671	101	14.2	2.0	15	9 45000	2 10000	1 5000	800	14	112
75×100	25	7500	1007	107	21.4	2.1	11	5 37500	1 7500	1 7500	1200	8	94

ТАБЛИЦА 3

Данные статистической обработки укосов (общий сырой вес) на заливном вейниковом закочкаренном лугу

Размер площадок (в см)	Число повторностей	Площадь (в см^2 одной площадки)	$\bar{x}$ (в г)	σ	$S_{\bar{x}}$	P (в %)	V (в %)	Требуемое число повторностей (N) и общая площадь учета в см^2 при P, равном			Изменение (в %) по отношению к площадке 25×25 см:		
								5%	10%	15%	площади одной учетной площадки	N при $P = 5$	общей площади учета
Укос взят 24 июня													
50×50	40	2500	413	189	30.0	7.2	46	85 212500	21 52500	9 22500	100	100	100
50×100	20	5000	820	248	55.1	6.7	30	36 180000	9 45000	4 20000	200	42	84
100×100	10	10000	1650	392	122.6	7.4	24	23 230000	6 60000	3 30000	400	27	108
Укос взят 25 августа													
50×50	40	2500	395	153	24.3	6.1	39	60 150000	15 37500	7 17500	100	100	100
50×100	20	5000	775	183	40.7	5.2	24	23 115000	6 30000	3 15000	200	38	77
100×100	10	10000	1580	188	58.7	3.7	12	6 60000	1 10000	1 10000	400	10	40

ровые квадраты делились на четыре квадратика 50×50 см. Складывая веса, получали лишь три варианта площадок. Такая работа была проведена в 1969 г. на лангсдорфововейниковом закочкаренном лугу (табл. 3).

На некоторых лугах укосы проводились только при одном размере площадок, 50×50 см.

Полученные при взятии укосов вариационные ряды обрабатывались математически с определением средней арифметической ($\bar{x}$), среднего квадратического отклонения (δ), средней ошибки ($S_{\bar{x}}$), относительной ошибки (P), коэффициента вариации (V) и количества площадок (N), необходимого для получения результатов с заданной (желаемой) точностью, $N = \frac{V^2}{P^2}$, вычислялось при P=5, 10 и 15%.

Переходим к анализу собранных материалов для решения поставленных выше вопросов.

Данные 1964 года по придатковоосоково-лангсдорфововейниково-разнотравному лугу и 1966 года по лангсдорфововейниково-разнотравно-придатковоосоковому с пушицей лугу частично опубликованы в форме тезисов (Дымина, 1967), поэтому подробно мы на них не останавливаемся, приведем только выводы, сделанные при изучении этих лугов.

Наиболее рациональным на первом лугу оказались площадки размером 0.25 и 0.5 м^2, на втором 0.25, 0.5 и 1 м^2. На лугу первого типа при точности опыта в 10% их требовалось последовательно 9 и 6, на лугу второго типа 3, 2 и 1. Малых площадок в 0.04 м^2 требовалось в первом случае 16, во втором 11, при этом площадь учета в целом сокращалась, но, учитывая трудности закладки их в обычно густых и высоких травостоях и увеличение работы по взвешиванию, площадки таких размеров нельзя признать удобными.

При одной и той же точности опыта площадок больших размеров (4 м^2, 25 м^2) требовалось меньше, но при этом площадь учета должна была быть большой. Так, на придатковоосоково-лангсдорфововейниково-разнотравном лугу площадок в 0.25 м^2 требуется 9, а площадок в 25 м^2 достаточно одной, но при этом площадь учета увеличивается более чем в 10 раз.

Интересные данные получены нами в 1967 г. на двух следующих лугах различного типа.

Первый луг — придатковоосоково-разнотравный с соссюреей амурской, занимает дно небольшой лощины в долине р. Гамаюновой, нанорельеф не выражен, увлажнение достаточное. Высота основной массы травостоя при описании 7 июня — 45 см. Основной злак *Calamagrostis langsdorffii* Trin. находился в начале колошения. Из разнотравья обильно представлены *Saussurea amurensis* Turcz., *Filipendula palmata* Maxim., *Galium boreale* L., *Sanguisorba officinalis* L., *Artemisia stolonifera* Kom., *Lycopus maackianus* (Maxim.) Makino, *Potentilla fragarioides* L. и другие виды, из осок преобладает *Carex appendiculata* Kük.

Второй луг — разнотравно-осоковый, занимает пониженную часть лощины. Увлажнение избыточное, местами на поверхности почвы выступает вода, луг закочкарен. Кочки образованы доминирующими растениями — *Carex appendiculata* Kük. и *C. schmidtii* Meinsh. Высота основной массы травостоя 11 июля равнялась 70 см. Из разнотравья наиболее обильны: *Sanguisorba parviflora* (Maxim.) Takeda, *Trollius chinensis* Bunge, *Galium boreale* L., *Potentilla fragarioides* L. и *Geranium sieboldii* Maxim.

По данным укосов с первого луга составлена табл. 1, по данным укоса со второго луга — табл. 2.

Анализируя данные таблиц, рассмотрим вначале влияние размера площадок на коэффициент вариации и число повторностей при желаемой точности опыта. Из таблиц видно, что увеличение размера площадок ведет к закономерному снижению коэффициента вариации и требуемого числа площадок. Этот процесс на рассматриваемых лугах происходит неодинаково. На придатковоосоково-разнотравном с соссюреей лугу уменьшение числа площадок идет медленнее, чем увеличение их размера. Увеличение размера площадки с 1/16 м^2 до 1 м^2, т. е. в 16 раз, приводит к уменьшению требуемого числа площадок при $P=5\%$ с 52 до 23, т. е. всего в 2.5 раза. Увеличение размера учетных площадок приводит к закономерному и значительному росту общей учетной площади. Соотношение увеличения площади учетных площадок к увеличению общей площади учета при $P=5$ можно выразить следующими цифрами, если принять указанные величины для площадки 25×25 см за 1:

25 × 25 см — 1 : 1; 25 × 50 см — 2 : 1.5; 25 × 75 см — 3 : 2;
25 × 100 см — 4 : 2; 50 × 50 см — 4 : 2.5; 50 × 75 см — 6 : 3.5;
50 × 100 см — 8 : 4; 75 × 75 см — 9 : 4; 75 × 100 см — 12 : 5.5;
100 × 100 см — 16 : 5.

В приведенном соотношении первая цифра показывает, во сколько раз увеличивается учетная площадка, вторая — во сколько раз увеличивается общая площадь учета.

Учитывая выявленную закономерность, целесообразнее на придатково-осоково-разнотравном с соссюреей лугу проводить учеты на площадках 25×50 см, 50×50 см, 25×75 см, 25×100 см, так как для получения достоверных данных общая площадь учета на них будет меньше, чем на других более крупных площадках (табл. 1). Самые маленькие площадки 25×25 см можно рекомендовать лишь в том случае, если высота и густота травостоя не вызывают трудностей при закладке площадок.

Совершенно иная зависимость между размером учетных площадок и общей площадью учета при заданной точности наблюдалась на описанном выше разнотравно-осоковом лугу. Увеличение размера учетных площадок на нем не сопровождалось значительным увеличением общей площади учета или даже приводило к уменьшению ее (табл. 2). Так, увеличение учетной площадки 25×25 см в 16 раз соответствует уменьшению требуемого числа площадок при $P=5$ в 20 раз, при этом общая площадь учета уменьшается на 25%.

Соотношение изменения размера учетных площадок, к изменению общей площади учета при $P=5$ на разнотравно-осоковом лугу имеет следующий вид:

25 × 25 см — 1 : 1; 25 × 50 см — 2 : 1.18; 25 × 75 см — 3 : 1.08;
25 × 100 см — 4 : 1.12; 50 × 50 см — 4 : 1.06; 50 × 75 см — 6 : 1.12;
50 × 100 см — 8 : 1.12; 75 × 75 см — 9 : 0.84; 75 × 100 см — 12 : 0.94;
100 × 100 см — 16 : 0.75.

При таком изменении указанных величин площадь учета остается более или менее стабильной. Более целесообразными учетными площадками на этом лугу будут наибольшие из принятых нами вариантов, а именно 100×100 см, 75×75 см и 75×100 см.

Аналогичные результаты получены в 1969 г. на заливном вейниковом закочкаренном лугу (табл. 3). Луг занимает низкую пойму р. Кундурки. При описании 24 июня высота основной массы травостоя составляла 105 см, общее проективное покрытие 55%. Луг почти на 50% покрыт кочками высотою 20—30 см, протяженность кочек от 5 до 110 см, но чаще 30—50 см. На кочках травостой густой. Межкочечные понижения протяженностью от 15 до 80 см имеют редкий травостой, иногда он отсутствует вообще. Доминирующим растением является вейник Лангсдорфа. К нему примешиваются осоки: *Carex appendiculata* Kük., *C. rynchophysa* C. A. Mey. Из разнотравья встречаются *Filipendula palmata* Maxim., *Caltha membranacea* Schipcz., *Sanguisorba parviflora* (Maxim.) Takeda и другие виды.

На этом лугу, как и на предыдущем, наиболее целесообразны более крупные площадки: 100 × 100 см и 50 × 100 см.

Совершенно ясно, что несовпадение наиболее выгодных площадок на разных типах лугов обусловливается особенностями строения их. Прежде всего имеет значение выраженность мозаики растительного покрова. Чтобы показать влияние ее на необходимое число повторностей, а затем более подробно рассмотреть влияние характера ее на эффективность площадок разной формы, составлена табл. 4. Луга в ней расположены по степени выраженности мозаики, от более ровных к более пятнистым.

На многих лугах мозаика связана с выраженностью нанорельефа, с наличием осоковых или вейниковых кочек. Травостой на кочках густой, в межкочечных понижениях редкий. На некоторых, обычно более сухих лугах мозаика обусловлена неоднородностью травостоя, чередованием более редких и густых куртин, групповым произрастанием некоторых обильных видов, например соссюреи. Из данных табл. 4 видно, что возрастание неоднородности травостоя приводит к возрастанию требуемого числа повторностей при $P=5$ с 10 до 85 площадок.

Имеет значение не только выраженность мозаичности, но и ее характер. Анализируя данные таблицы, видим, что 4-й и 5-й, 10-й и 11-й луга сильно закочкарены, но на первых двух требуется в 3—4 раза меньше площадок, чем на вторых. Это различие объясняется размерами пятен мозаики, в данном случае диаметром кочек. На первых лугах (4-й и 5-й) протяженность их небольшая и в площадку размером 50 × 50 см неизбежно попадает два и более разнородных пятна. Во втором случае (луга 10-й и 11-й) пятна мозаики более крупные, нередко равняются размеру взятой учетной площадки. Часто в одну площадку попадает или только кочка, или только межкочечное понижение. Коэффициент вариации сильно возрастает.

При выраженной мозаичности размер укосных площадок не должен совпадать с размерами пятен мозаики. Коэффициент вариации будет меньше, если площадка охватит несколько разнородных пятен мозаики, еще лучше, если соотношение площадей разнородных пятен в пределах учетной площадки будет примерно соответствовать соотношению их в целом в изучаемом фитоценозе. Именно поэтому увеличение размера площадок привело к резкому уменьшению коэффициента вариации на разнотравно-осоковом лугу (табл. 2) и лангсдорфововейниковом закочкаренном (табл. 3).

При больших пятнах мозаики протяженностью в 2—4 м охватить полностью несколько пятен небольшими площадками невозможно. Увеличение размера площадок до 1 м^2 не приводит к резкому снижению коэффициента вариации и поэтому нецелесообразно (табл. 1). Не дает эффекта увеличение размера площадок и на лугах с равномерным травостоем без выраженной мозаики. Коэффициент вариации при этом снижается мало. Такое явление мы наблюдали на лангсдорфововейниково-разнотравно-придатковоосоковом с пушицей лугу (Дымина, 1967).

Кроме размера пятен мозаики, на требуемое число повторностей влияет степень неоднородности, несхожести их по урожайности. Так, на 8-м лугу, на 10-м и 11-м лугах (табл. 4) пятна мозаики почти одинаковы по размеру, но коэффициент вариации в первом случае равен 29%, во втором 39 и 46% за счет большой разницы в густоте травостоя на пятнах мозаики.

Установить влияние на коэффициент вариации и, следовательно, на число повторностей таких показателей, как богатство луга видами, высота общей урожайности, степень увлажнения почвы, нам не удалось. Не выявлено нами и значение сроков учета хозяйственной продуктивности. Можно предполагать, что этот фактор имеет значение, так как густота и равномерность травостоя на лугах не остаются неизменными в течение вегетационного периода.

Представляет интерес выявление влияния на V и N формы площадок. С одной стороны, выдвигалось положение, что прямоугольные площадки с соотношением сторон 1 : 2 до 1 : 8 включают в себя большее число микроразностей растительности, чем квадратные, и поэтому дают бóльшую точность опыта (Василевич, 1969а). С другой стороны, высказывалось соображение о том, что в случае продолговатых площадок возрастает отношение границ участка к учитываемой площади, и это увеличивает ошибку; в этом отношении лучшими будут круглые площадки. Однако различные исследователи указывают на преимущества удлиненных площадок или отмечают, что изменение формы площадок мало влияет на точность учета урожая (Geidel, Schuster, 1962; Torrie и др., 1963; Van Dyne George и др., 1963).

Выявить по нашим данным четкое и единообразное значение формы площадок не удалось, но некоторые наблюдения представляют интерес. На придатковоосоково-разнотравном с соссюреей лугу (табл. 1) некоторое преимущество имели удлиненные площадки.

Влияние допустимой относительной ошибки на требуемое число повторностей весьма значительно. При переходе от $P=5$ к $P=10$ оно снижается в 4 раза, а при переходе от $P=5$ к $P=15$ — в 9 раз. При переходе от $P=10$ к $P=15$ — в 2.25 раза. Необходимое количество площадок при точности опыта в 5% в большинстве случаев очень велико. При геоботанических исследованиях ввиду большой изменчивости объекта точность опыта в 10—15% считается допустимой. При учете общей урожайности желательно стремиться к большей точности ($P=10$), число повторностей при этом не так уж велико. По нашим данным, на лугах восьми типов из девяти достаточно 2—9 площадок 50 × 50 см или 1—5 площадок в 1 м^2.

При учете хозяйственной продуктивности мы работали как с сырым, так и с сухим весом травостоя. Оказывает ли это какое-либо значение на V и N? На нескольких лугах мы рассчитали эти величины вначале по сырому, затем по сухому весу. В большинстве случаев данные абсолютно совпали, иногда величина N колебалась незначительно, в пределах 1—2 площадок. Как правило, больше требовалось площадок при определении продуктивности по сухому весу; это можно объяснить неодинаковым содержанием воды в различных травах и у одних и тех же видов трав при произрастании их в несходных условиях увлажнения.

Обобщая собранные нами материалы по методике определения продуктивности лугов Дальнего Востока укосным методом, можно дать следующие практические рекомендации по его применению в пределах названного региона и сделать некоторые общие выводы.

1. Укосы целесообразнее проводить на небольших площадках размером не более 1 м^2. Дальнейшее увеличение размеров площадок для получения данных той же точности приводит к возрастанию общей площади учета, что увеличивает объем работ и вызывает значительное нарушение травостоя.

2. Слишком маленькие площадки размером 1/16 м^2 и меньше, даже в тех случаях, когда их применение сокращает общую площадь учета, также не целесообразны, так как их трудно выделять в обычно густых и высоких луговых травостоях. Поэтому все сказанное ниже относится к площадкам от 1/16 до 1 м^2.

3. Наилучший размер укосных площадок в каждом конкретном случае зависит от типа луга, главным образом от выраженности мозаичности травостоя и размеров пятен мозаики. Наилучшим будет тот размер, который охватывает несколько пятен мозаики. Чем мельче мозаика, тем меньшего размера следует закладывать площадки (25×50, 25×75, 25 × 100, 50 × 50 см), при более крупной мозаике для охвата нескольких пятен ее лучшими будут более крупные площадки (100 × 100, 75 × 100, 75 × 75, 50 × 100 см).

При больших пятнах мозаики увеличение размера площадок до 1 м^2 все равно не приводит к охвату нескольких пятен, и поэтому на лугах такой мозаичности, а также на однородных немозаичных лугах лучше брать маленькие площадки, до 0.5 м^2.

4. Резкого влияния формы площадок на точность получаемых данных мы не обнаружили, но на некоторых лугах наблюдалась тенденция к снижению коэффициента вариации на прямоугольных, в разной степени удлиненных площадках (табл. 1).

5. Количество площадок, обеспечивающее получение достоверных данных, определяется однородностью травостоя по высоте и густоте, что обычно связано с выраженностью мозаичности.

ТАБЛИЦА 4

Влияние мозаичности фитоценоза на число повторностей, требующееся при учете общей продуктивности с площадок 50×50 см, на лугах Дальнего Востока

Номер луга	Луг и его местонахождение	Дата укоса	Число видов	Выраженность нанорельефа и мозаичности	Число повторностей	$\bar{x}$ (в г)	σ	$S_{\bar{x}}$	P (в %)	V (в %)	Требуемое число повторностей и общая площадь учета в см² при P, равном		
											5%	10%	15%
1	Дланевиднолабазниково-лангсдорфововейниковый, Амурская обл., ст. Кундур, долина р. Мутной, на сухой гриве	18 июня 1969 г.	15	Нанорельеф не выражен, травостой равномерной высоты и густоты	14	247 сырой	39	10.5	4.2	16	10 25000	3 7500	1 2500
2	Лангсдорфововейниково-разнотравно-придатково-осоковый с пушицей узколистной, Приморский край, с. Новонежино, долина р. Гамаюновой, сырая равнина	22—26 июня 1966 г.	32	Кочки встречаются редко, мозаичность не выражена, травостой равномерный	35	339 сырой	55	9.3	2.8	16	11 27500	3 7500	1 2500
3	Луговотимофеечно-клеверный, Приморский край, с. Уссурка, долина р. Уссури, пастбище на сухой гриве	11 сентября 1966 г.	15	Нанорельеф не выражен, мозаичность тоже, равномерность травостоя немного нарушена выпасом	20	179 сырой	32	7.1	3.9	18	13 32500	3 7500	1 2500
4	Разнотравно-осоковый, Приморский край, с. Новонежино, долина р. Гамаюновой, низкая часть лощины	11, 12 июля 1967 г.	42	3—6 кочек на 1 м², высота их 10—15 см, диаметр 20—35 см	100	338 сырой	72	7.2	2.1	21	17 42500	4 10000	2 5000
5	Разнотравно-придатковоосоковый, Приморский край, с. Новополтавка, долина р. Бейцухе, дно лощины	20 июня 1964 г.	40	Много осоковых кочек, больше чем на предыдущем лугу	10	46 сухой	11	3.4	7.4	24	23 57500	6 15000	3 7500

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Номер луга	Луг и его местонахождение	Дата укоса	Число видов	Выраженность нанорельефа и мозаичности	Число повторностей	$\bar{x}$ (в г)	σ	$S_{\bar{x}}$	P (в %)	V (в %)	Требуемое число повторностей и общая площадь учета в см² при P, равном		
											5%	10%	15%
6	Тот же тип луга с ветошью, выжженной рано весной (в апреле)	20 июня 1964 г.	40	Так же, как на предыдущем лугу	10	51 сухой	13	4.1	8.0	25	25 62500	6 15000	3 7500
7	Придатковоосоково-разнотравный с соссюреей амурской, Приморский край, с. Новонежино, долина р. Гамаюновой, пологий склон лощины	7, 8 июня 1967 г.	48	Нанорельеф не выражен, но травостой неравномерный, соссюрея встречается группами	100	282 сырой	80	8.0	2.8	28	31 77500	8 20000	3 7500
8	Лангсдорфововейниково-придатковоосоково-разнотравный, Приморский край, с. Новополтавка, долина р. Бейцухе	21 июня 1964 г.	43	Нанорельеф в виде расплывшихся невысоких кочек диаметром 40—50 см, травостой неравномерный	10	61 сухой	18	5.1	8.3	29	34 85000	8 20000	3 7500
9	Придатковоосоковый-лангсдорфововейниково-разнотравный, Приморский край, с. Новополтавка, долина р. Бейцухе	25—30 июня 1964 г.	65	Кочки участками в понижениях, травостой неравномерный, разной густоты	50	43 сухой	13	1.9	4.3	31	38 95000	9 22500	4 10000
10	Лангсдорфововейниковый закочкаренный луг, Амурская обл., ст. Кундур, долина р. Кундурки, низкая пойма	25 августа 1969 г.	18	Высокие кочки 30—50 см в диаметре, занимают 50% площади, на них густой травостой, между кочек — очень редкий	40	395 сырой	153	24.3	6.1	39	60 150000	15 37500	7 17500
11	Тот же тип луга	24 июня 1969 г.	27	Так же, как на предыдущем лугу	40	413 сырой	189	30.0	7.2	46	85 212500	21 52500	9 22500

На лугах с однородным травостоем без выраженного нанорельефа (типа чисто вейниковых, лабазниково-вейниковых, вейниково-разнотравно-осоковых с пушицей незакочкаренных, тимофеечно-клеверных) при 10% точности опыта достаточно 3 площадок размером 1/4 м^2. На лугах с менее однородным травостоем, с выраженными пятнами мозаики и обычно с выраженным нанорельефом (луга с преобладанием или значительным участием кочкообразующих осок) при тех же условиях нужно брать 4—10 площадок. Лишь на некоторых типах лугов с сильно выраженной мозаикой, пятна которой очень резко отличаются по густоте травостоя (в некоторых случаях по проективному покрытию от 0 до 100%), для получения достоверных данных нужно брать 15—20 1/4 м^2 площадок; таковы вейниковые крупно и сильно закочкаренные низкопоемные луга.

На всех типах лугов метровых квадратов нужно брать в 2 или 4 раза меньше по сравнению с четвертьметровыми. Степень уменьшения количества площадок зависит от степени усреднения веса травостоя при увеличении размера площадки.

ЛИТЕРАТУРА

Быков Б. А., А. Г. Головина. (1965). К методике определения продуктивности пустынных полукустарничковых пастбищ. Бот. журн., 50, 1. — Василевич В. И. (1969а). Требования, необходимые для получения достоверных данных в работах по биологической продуктивности. Бот. журн., 54, 1. — Василевич В. И. (1969б). Статистические методы в геоботанике. — Воронов А. Г. (1963). Геоботаника. — Голубев В. Н., Л. В. Махаева, С. К. Кожевникова. (1967). Опыт колориметрического изучения динамики продуктивности надземной части растительности Крымской яйлы. Бот. журн., 52, 9. — Дымина Г. Д. (1967). К методике определения урожайности лугов Дальнего Востока. Тезисы конфер.: Охрана, рациональное использование и воспроизводство естественных ресурсов Приамурья. Хабаровск. — Конюшков Н.С. (1961). Учет урожайности сенокосов и пастбищ при стационарных опытах. В сб.: Методика опытных работ на сенокосах и пастбищах. — Ларин И. В. (1966). О методике изучения биологической и хозяйственной продуктивности сенокосов и пастбищ. Вестн. с.-х. наук, 12. — Марков М. В. (1962). Общая геоботаника. — Матвеева А. А. (1967). К методике определения продуктивности надземной части травяного покрова в дубравах лесостепи. Бот. журн., 52, 4. — Понятовская В. М. (1964). Учет обилия и характер размещения растений в сообществах. В кн.: Полевая геоботаника, 3. — Цаценкин И. А. (1961). Учет урожайности сенокосов и пастбищ при экспедиционных условиях. В сб.: Методика опытных работ на сенокосах и пастбищах. — Ярошенко П. Д. (1961). Геоботаника. — Geidel H., W. Schuster. (1962). Untersuchungen über die Teilstükgrösse bei Feldversuchen mit Sommergerste. Z. Acker- und Pflanzenbau, I, 1—3. — Torrie J. H., D. R. Schmidt, G. H. Tenpas. (1963). Estimates of optimum plot size and shape and replicate number for forage yield of alfalfabromegrass mixtures. Agron. Journ., 55, 3. — Van Dyne George M., W. C. Vogel, H. G. Fisser. (1963). Influence of small plot size and shape on range herbage production estimates. Ecology, 44, 4.

Благовещенский государственный
педагогический институт.

(Получено 24 IV 1970).

УДК 582.26 : 54—43 (018) 51 : 65.012.2

К. А. Некрасова и В. Н. Максимов

ИЗУЧЕНИЕ ИНДИКАЦИОННЫХ СВОЙСТВ ВОДОРОСЛЕЙ С ПОМОЩЬЮ МЕТОДОВ МАТЕМАТИЧЕСКОГО ПЛАНИРОВАНИЯ

С 2 рисунками

K. A. NEKRASOVA AND V. N. MAXIMOV. INVESTIGATION OF THE INDICATIONAL PROPERTIES OF ALGAE BY MEANS OF THE METHODS OF MATHEMATICAL PLANNING

Авторы изучали методами математического планирования в условиях лабораторного и вегетационного опытов индикационные свойства (на внесение N-, P- и K-удобрений) зеленых, синезеленых и диатомовых водорослей и *Avena sativa.* Работа показала высокую эффективность применения указанных методов.

В настоящее время в литературе накоплен большой материал о приуроченности отдельных групп и видов водорослей к определенным экологическим условиям.

Установлено, например, что водоросли могут быть показателями влажности (Francé, 1913), кислотности (Schelhorn, 1936; Lund, 1945, 1947; Brendemühl, 1949; Байрамова, 1965), обеспеченности почвы элементами минерального питания (Gistl, 1933; Stokes, 1940; Рассел, 1955; Балев и Карастоянова, 1957; Кондратьева, 1958; Балезина, 1970).

Не только отдельные виды водорослей, но и целые сообщества, как указывают М. М. Голлербах (1953) и Э. А. Штина (1959), могут быть показателями условий среды. Поэтому изучение индикационных свойств водорослей привлекает внимание многих исследователей.

Водоросли как индикаторы обеспеченности почвы элементами минерального питания в условиях лаборатории нашли широкое применение в работах Чена (Tchan, 1956, 1959; Tchan и др., 1961, 1963) и Каллимора (Cullimore, 1964, 1965, 1966). Проведя сопоставление отклика водорослей и высших растений на некоторые элементы питания, они отмечают высокую степень корреляции (Tchan и др., 1961; Cullimore, 1966).

В своей работе мы также пытались ответить на вопрос, насколько водоросли могут характеризовать условия почвенного питания высших растений.

Материал и методика

Было поставлено несколько лабораторных опытов с выращиванием водорослей на мембранных фильтрах (Некрасова, 1969) и вегетационный опыт с овсом. Поскольку кроме зеленой водоросли *Scenedesmus quadricauda* в лабораторном опыте использовалась синезеленая водоросль *Nostoc muscorum*, урожай которой невозможно учесть нефелометрически, было решено в обоих случаях определять вес воздушно-сухой массы водорослей, разросшихся на фильтре.

Время инкубации зеленой водоросли — 15, синезеленой — 25 дней.

Почва, на которой проводились все опыты, имела следующую агрохимическую характеристику: содержание общего азота — 0.203%, гидролизуемого — 84 мг на 1 кг, P_2O_5 — 85 мг, K_2O — 23.0 мг на 100 г почвы, pH солевой вытяжки — 6.6. Как в лабораторных, так и в вегетационном опыте влажность почвы поддерживалась в пределах 60—70% от полной влагоемкости.

Повторность опытов 4-кратная. В конце вегетационного опыта учитывался вес зерна и соломы овса. Методом люминесцентной микроскопии (Помелова, 1969) в этот же период дважды определялась численность клеток сильно разросшихся спонтанных водорослей.

Наиболее перспективным методом при сравнении отклика различных организмов на элементы минерального питания является метод планируемых добавок (Белая, 1970), который представляет собой комбинацию обычного метода «подкормок» (Францев, 1932; Гусева, 1938) и метода ортогональных планов (Федоров, 1967; Федоров, Максимов, 1967). Получение модели в виде уравнения регрессии с помощью методов математического планирования позволяет дать количественную оценку воздействия на организм различных биогенных элементов при изменении их концентрации в почве и облегчает сопоставление отклика различных организмов на эти элементы.

ТАБЛИЦА 1

План полного факторного эксперимента

Факторы	N	P	K
Обозначение переменных	X_1	X_2	X_3
Нижний уровень (—)	СП — содержание в почве		
Верхний уровень (+)	СП + 90	СП + 90	СП + 90
1	—	—	—
2	+	—	—
3	—	+	—
4	+	+	—
5	—	—	+
6	+	—	+
7	—	+	+
8	+	+	+

В работе сравнивается реакция изучаемых организмов на азот, фосфор, калий. Для планирования эксперимента была выбрана матрица ПФЭ 2^3. Согласно этому плану, X_1 — азот в виде $NaNO_3$, X_2 — фосфор в виде $CaHPO_4 \cdot 2H_2O$ и X_3 — калий в виде K_2SO_4. Знак минус в табл. 1 соответствует содержанию элементов в почве до внесения удобрений, знак плюс — содержанию элементов после внесения удобрений. В работе использовались дозы 90 кг каждого удобрения на гектар.

Легко видеть, что указанный план совпадает с хорошо известной восьмерной схемой Жоржа Вилля (Соколов, 1947). Эта схема широко применяется в полевых и вегетационных опытах, но при этом, как правило, не используются приемы регрессионного анализа для обработки результатов. Обычно исследователи удовлетворяются констатацией того, что один из вариантов дает наибольший урожай, и принимают этот вариант за оптимальный при дозировке удобрений. Между тем, как будет показано ниже, представление результатов в виде уравнений регрессии и расчет на их основе частных эффектов каждого фактора позволяет получить весьма ценную дополнительную информацию о совокупном влиянии основных видов удобрений на урожай изучаемых растений.

Нужно отметить, что в вегетационном опыте дополнительно к схеме ПФЭ 2^3 с овсом было несколько вариантов без высшего растения. Сравнение численности клеток водорослей в сосудах с овсом и в сосудах без овса давало возможность судить о степени реакции водорослей на поглощение питательных веществ высшим растением.

Результаты и их обсуждение

При сопоставлении данных вегетационного опыта, приводимых в табл. 2, выявляется конкуренция высшего растения и водорослей за питательные вещества, из которой победителем выходит высшее растение, а водоросли, особенно зеленые и синезеленые, являются прекрасным показателем динамики питательных веществ в почве.

Воздействие изучаемых факторов на различные группы водорослей в вегетационном и лабораторных опытах можно описать уравнениями регрессии, коэффициенты которых (b_i), рассчитанные по результатам опытов, приведены в табл. 3, 4 и 5.

Под табл. 3, 4, 5 приведены дисперсии единичного значения — $S^2\{Y\}$, дисперсии средних $S^2\{\bar{Y}\}$ и величины $\Delta = t_{0.05} \cdot S\{b_i\}$, определяющие доверительный интервал для коэффициентов регрессии при заданном уровне значимости. Все коэффициенты, превышающие Δ по абсолютной величине, можно считать значимыми, т. е. отличными от нуля, с вероятностью в 95%.

Для наглядности зрительного восприятия, которая усложняется при рассмотрении уравнений регрессии наличием взаимодействий факторов, мы воспользовались преимуществами реляционных диаграмм (Белоусова, 1970). Принцип построения таких диаграмм заключается в следующем. Каждый фактор, входящий в уравнение, изображается кружком в вер-

ТАБЛИЦА 2

Количество клеток водорослей в тыс. на 1 г абсолютно сухой почвы вегетационного опыта

Вариант	Группа водорослей		
	синезеленые	зеленые	диатомовые
В сосудах с овсом			
Контроль	3.5—176.6	14.1—35.3	3.5—7.1
N	3.5	31.8—42.4	10.6—10.6
P	3.5	24.7—35.3	3.5—3.5
NP	3.5	60.0—63.6	14.1—17.7
K	208.4—300.3	74.2—162.5	21.5—28.3
NK	77.7—155.4	24.7—35.3	10.6—17.7
PK	282.6—406.3	31.8—42.4	14.1—17.7
NPK	24.7—67.1	42.4—56.5	3.5—10.6
В сосудах без овса			
Контроль	3.5—14.1	166.0—173.1	3.5—7.1
PK	208.2—395.7	180.2—257.9	7.1—10.6
NPK	148.4—360.3	180.2—317.9	3.5—7.1

ТАБЛИЦА 3

Отклик водорослей *Scenedesmus* и *Nostoc* на вносимые элементы

Варианты	Урожай *Scenedesmus* в мг на 1 фильтр	b_i	Урожай *Nostoc* в мг на 1 фильтр	b_i	Обозначение переменных
Контроль	2.4	2.27	3.3	4.09	«1»
N	1.9	—0.05	4.9	0.04	X_1
P	2.1	—0.02	3.9	—0.16	X_2
NP	1.9	0.00	3.5	—0.31	X_1X_2
K	2.3	0.20	4.5	0.19	X_3
NK	2.6	0.12	4.3	—0.26	X_1X_3
PK	2.5	0.05	4.5	0.04	X_2X_3
NPK	2.5	0.07	3.8	0.19	$X_1X_2X_3$

$$S^2\{Y\}=0.175 \qquad S^2\{Y\}=0.038$$

$$S^2\{\bar{Y}\}=0.022 \qquad S^2\{\bar{Y}\}=0.009$$

$$\Delta=t_{0.05}\cdot S\{b_i\}=0.12 \qquad \Delta=t_{0.05}\cdot S\{b_i\}=0.07$$

шине правильного многоугольника. Линейные эффекты изображаются стрелками, направленными вне этого многоугольника. Толщина стрелок должна быть пропорциональна величине эффекта. Положительные эффекты обозначены черными стрелками, отрицательные — белыми. Если между факторами обнаруживаются парные взаимодействия, соответствующие кружки соединены линиями, а их цвет определяется знаком при парном взаимодействии. Тройное взаимодействие изображается треугольником, вершины которого находятся в кружках взаимодействующих факторов.

Сопоставление диаграмм (рис. 1) дает возможность говорить о положительной реакции зеленых, синезеленых и диатомовых водорослей на калий. Наиболее сильное влияние калий оказывает на синезеленые

ТАБЛИЦА 4

Отклик различных групп водорослей на вносимые азот, фосфор, калий, выраженный в коэффициентах регрессии (b_i) (по результатам вегетационного опыта)

Вариант	Зеленые	Синезеленые	Диатомовые	Обозначение переменных
Контроль	48.5	—	12.1	«1»
N . . .	—4.0	—	—0.2	X_1
P . .	—4.0	—	—1.5	X_2
NP . .	15.0	—	1.1	X_1X_2
K . . .	10.1	190.3	3.3	X_3
NK . .	—15.1	—109.1	—4.6	X_1X_3
PK .	—11.5	4.9	—2.4	X_2X_3
NPK . .	10.1	—40.1	—0.6	$X_1X_2X_3$

$S^2\{Y\} = 79.3$ $S^2\{Y\} = 3945$ $S^2\{Y\} = 10.4$

$S^2\{\bar{Y}\} = 39.6$ $S^2\{\bar{Y}\} = 1974$ $S^2\{\bar{Y}\} = 5.2$

$\Delta = t_{0.05} \cdot S\{b_i\} = 5.2$ $\Delta = t_{0.05} \cdot S\{b_i\} = 71.0$ $\Delta = t_{0.05} \cdot S\{b_i\} = 1.9$

ТАБЛИЦА 5

Отклик овса на вносимые элементы

Варианты	Количество зерна (в г на сосуд) при 14% влажности	b_i	Количество соломы (в г на сосуд)	b_i	Обозначение переменных
Контроль	9.9	12.30	8.0	10.20	«1»
N . . .	15.7	3.10	12.8	2.41	X_1
P	9.8	—0.35	8.7	—0.34	X_2
NP . . .	15.3	—0.02	11.7	—0.39	X_1X_2
K . .	9.0	—0.40	7.5	—0.06	X_3
NK . .	15.9	0.32	13.9	0.46	X_1X_3
PK . .	7.8	—0.22	7.0	—0.21	X_2X_3
NPK . .	14.8	0.05	12.2	0.06	$X_1X_2X_3$

$S^2\{Y\} = 1.62$ $S^2\{Y\} = 1.44$

$S^2\{\bar{Y}\} = 0.40$ $S^2\{\bar{Y}\} = 0.36$

$\Delta = t_{0.05} \cdot S\{b_i\} = 0.52$ $\Delta = t_{0.05} \cdot S\{b_i\} = 0.49$

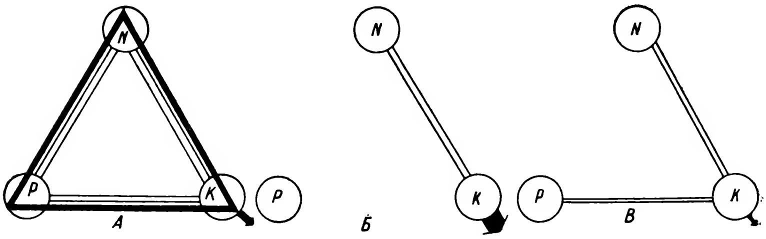


Рис. 1. Диаграммы эффектов азота, фосфора и калия для зеленых (*А*), синезеленых (*Б*) и диатомовых (*В*) водорослей в вегетационном опыте.

А — $y = 48.5 + 10.1X + 15.0X_1X_2 - 15.0X_1X_3 - 11.5X_2X_3 + 10.1X_1X_2X_3$; *Б* — $y = 190.3 - 109.0X_1$ по фону калия (2); *В* — $y = 12.2 + 3.3X_3 - 4.6X_1X_3 - 2.4X_2X_3$ (3). *Толщина стрелки*, определяющей эффект калия для синезеленых водорослей (*Б*), выбрана условно.

водоросли, которые в вариантах без внесения этого элемента росли очень плохо. Интересным фактом является то, что внесение фосфора (для зеленых и диатомовых водорослей) и особенно азота (для зеленых, синезеленых и диатомовых) резко снижает положительный эффект калия, снимает его или делает отрицательным (табл. 4). Связано это, по-видимому, с тем, что внесение азота и фосфора увеличивает мобилизацию калия высшим растением.

Диаграммы (рис. 2), эквивалентные уравнениям регрессии, рассчитанным по данным урожаев водоросли *Scenedesmus quadricauda* и *Nostoc muscorum* в лабораторных опытах (табл. 3), отражают также положительную реакцию использованных тест — объектов на калий. Для зеленой водоросли положительный эффект калия увеличивается при внесении азота.

Реляционные диаграммы отражают качественную сторону изучаемых связей. Чтобы иметь количественную оценку каждой из них, необходимо рассчитать частные эффекты из уравнений регрессии.

Сравнивая частные эффекты по азоту, фосфору и калию для синезеленой водоросли *Nostoc muscorum* в лабораторном опыте (уравнение 5, рис. 2, *Б*), можно отметить, что наибольший положительный эффект вызывает внесение одного азота (1.52). Эффекты фосфора (1.28) и калия (0.64), каждого в отдельности, тоже положительны, но значительно слабее. Наблюдается взаимное усиление эффектов калия и фосфора при их одновременном внесении, но без внесения азота. Внесение любых других комбинаций снижает урожай *Nostoc*.

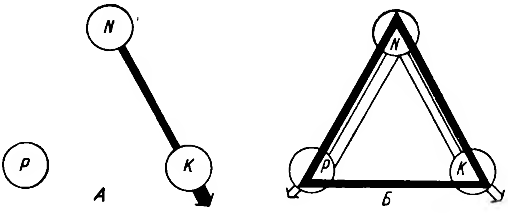


Рис. 2. Диаграммы эффектов азота, фосфора и калия для водорослей.

А — *Scenedesmus quadricauda*; *Б* — *Nostoc muscorum* в лабораторных опытах. *А* — $y = 2.27 + 0.20X_3 + 0.12X_1X_3$ (4); *Б* — $y = 4.09 - 0.16X_2 + 0.19X_3 - 0.31X_1X_2 - 0.26X_1X_3 + 0.19X_1X_2X_3$ (5).

Положительный эффект калия, отмеченный всеми группами водорослей, не подтвердился реакцией овса (табл. 5).

Реакция овса, выраженная как весом зерна

$$Y = 12.3 + 3.1X_1,$$

так и весом соломы

$$Y = 10.2 + 2.41X_1,$$

была положительна при внесении в данную почву азота.

Индивидуальность отдельных групп и видов водорослей, а также высшего растения, выражающаяся в специфике энергетических и пищевых потребностей (Климашевский, 1969; Федоров, 1970) определяет разнокачественность отклика изучаемых нами организмов на различные биогенные вещества.

Отсутствие линейности в уравнениях регрессии, рассчитанных по данным учета водорослей, которая отмечена в уравнениях регрессии, составленных по данным урожайности овса, указывает на то, что взятые дозы удобрений для водорослей (по сравнению с теми же дозами для овса) были слишком велики или что концентрация изучаемых нами элементов в почве для водорослей близка к норме.

Положительная реакция водорослей на калий, обусловленная, вероятно, высоким содержанием в почве фосфора, не подтвердилась в варианте с овсом — культурой, мало требовательной к калию, как и все зерновые (Пчелкин, 1966). В реакции водорослей и овса имеется некоторое сходство. Так, в лабораторном опыте водоросль *Nostoc muscorum*, так же как и овес, положительно реагировала на азот, причем реакция эта была значительно сильнее, чем на калий и фосфор. Это подтверждается данными агрохимического анализа, которые указывают, что в данной почве в первом минимуме находится азот.

Выводы

1. Отмечена высокая эффективность применения методов математического планирования при изучении отклика различных организмов на биогенные вещества, вносимые и содержащиеся в почве.

2. В реакции на элементы питания отмечено большее сходство между различными группами водорослей, чем между водорослями и высшим растением.

3. Водоросли реагируют на изменение содержания питательных веществ в почве, способны отмечать нарушение соотношения и доступности основных биогенных элементов.

4. Данные о реакции водорослей на элементы питания можно использовать для рекомендации удобрений под овес лишь с большой осторожностью.

ЛИТЕРАТУРА

Байрамова Л. А. (1965). Водоросли субтропических почв Азербайджана. Автореф. канд. диссерт. — Балев П. М. и Р. С. Карастоянова. (1957). О роли растений и удобрений в повышении плодородия почвы. Почвоведение, 11. — Балезина Л. С. (1970). Влияние удобрений и гербицидов на развитие почвенных водорослей. Автореф. канд. диссерт. — Белая Т. И. (1970). Изучение связи гидрохимических характеристик Белого моря с продукцией фитопланктона. Автореф. канд. диссерт. — Белоусова А. А. (1970). Исследование способности зеленой серобактерии *Chlorobium thiosulfatophium* к фотогетеротрофному росту. Автореф. канд. диссерт. — Голлербах М. М. (1953). Роль водорослей в почвенных процессах. Тр. конф. по вопросам почв. микробиологии. — Гусева К. А. (1938). Гидробиологическая производительность и прогнозы цветения водоемов. Микробиология, 6, 3. — Климашевский Э. Л. (1969). Физиология сортовой специфики культурных растений в связи с корневым питанием. В сб.: Физиолог. и биохим. сорта. Тр. III конференции физиологов и биохимиков растений Сибири и Дальнего Востока, 1. — Кондратьева Н. В. (1958). К изучению размещения синезеленых водорослей в почвах в зависимости от агрохимических приемов. Укр. бот. журн., 15, 4. — Некрасова К. А. (1969). Использование зеленых водорослей в оценке обеспеченности почвы азотом. Бот. журн., 54, 1. — Помелова Г. И. (1969). Применение люминесцентной микроскопии для исследования почвенных водорослей. Бот. журн., 54, 11. — Пчелкин В. У. (1966). Почвенный калий и калийные удобрения. — Рассел Э. (1955). Почвенные условия и рост растений. — Соколов А. В. (1947). Составление схем полевых вегетационных опытов и установление точности опытов. В сб.: Руководство для полевых и лабораторных исследований почв, 5, 2. — Федоров В. Д. (1967). Изучение методами математического планирования влияния добавок биогенных элементов на первичную продуктивность водоемов. Бюлл. МОИП, сер. биолог., 72, 5. — Федоров В. Д. (1970). Экспериментально-экологическое изучение структуры и функции фитопланктона как сообщества. Автореф. диссерт. — Федоров В. Д., В. Н. Максимов. (1967). Изучение процессов первичной продуктивности водоемов методом планируемых добавок биогенных элементов. Биолог. науки, 4. — Францев А. В. (1932). Опыт оценки гидробиологической производительности москворецкой воды. Микробиология, I, 2. — Штина Э. А. (1959). Сообщества водорослей основных типов почв СССР и их диагностическое значение. Бот. журн., 44, 8. — Brendemühl I. (1949). Über die Verbreitung des Erddiatomeen. Arch. Mikrobiol., 14, 3. — Cullimore D. R. (1964). A simplified microbiological soil test device. Biologie du sol, I, 10. — Cullimore D. R. (1965). Studies on the algal bioassay of soil potassium using Tchan's methods. Plant a Soil, 23, 1. — Cullimore D. R. (1966). A qualitative method of assessing the available nitrogen, potassium and phosphorus in the soil. Journ. Sci. F. a. Agric., 17. — Francé R. H. (1913). Das Edaphon. Untersuchungen zur Oekologie der bodenbewohnenden Microorganismen. — Gistl K. (1933). Erdalgen und Düngung. Erdalgen und Anionen. Arch. Mikrobiol., 4, 3. — Lund U. W. G. (1945). Observation on soil algae. I. The ecology, size and taxonomy of British soil diatoms. Part 1. New Phytologist, 44, 2. — Lund U. W. G.

(1947). Observation on soil algae. II. Notes on groups other than diatoms. New Phytologist, 46, 1. — Schelhorn M. (1936). Zur Oekologie und Biologie der Erdalgen. Naturwissen. und Landwirtsch., 18. — Stoles I. L. (1940). The influence of environmental factors upon development of algae and other microorganisms in soil. Soil Sci., 49, 3—4. — Tchan Y. T. (1956). Estimation of nutrient elements in soil by algae. Principle of the method. VI Congr. Intern. Science du sol. — Tchan Y. T. (1959). Study of soil algae. III. Bioassay of soil fertility by algae. Plant a. Soil, 10, 3. — Tchan Y. T., L. N. Balaam, R. Hawkes a. F. Draette. (1961). Study of soil algae. IV. Estimation of the nutrient status of soil using an algal growth method with special reference to nitrogen and phosphorus. Plant a. Soil, 14, 2. — Tchan Y. T., L. N. Balaam a. F. Draette. (1963). Study of soil algae. V. Estimation of nutrient status of S in soil using an algal growth method. Plant a. Soil, 19, 2.

Кировский сельскохозяйственный институт
и
Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова.

(Получено 10 VI 1970).

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.998 : 001.4

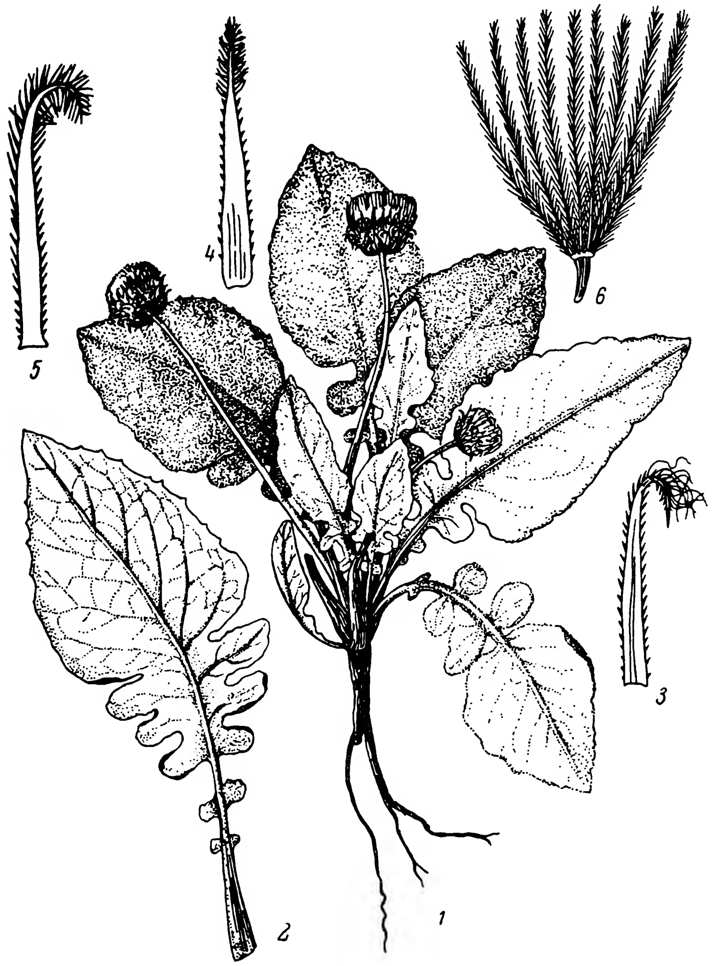
С. Ю. Липшиц

SAUSSUREA ABNORMIS SPECIES NOVA

С 1 рисунком

S. J. LIPSCHITZ. *SAUSSUREA ABNORMIS* SPECIES NOVA

Saussurea abnormis Lipschitz, species nova. (Sect. *Elatae* Hook. f. emend. Kitamura; conf. Acta Phytotax. et Geobot. 24, 1—2, 1969 : 23).



1 — *Saussurea abnormis* Lipsch. — habitus; 2 — Folium basale; 3—4 — Involucri phylla exteriora; 5 — Involucri phyllum interius; 6 — Achenium immaturum cum pappo.

Perennis radice crassa (subfibrillosa?). Nunc subacaulis et tunc calathidiis in centro foliorum radicaulium sessilibus, nunc caulescens et tunc caulibus 1—3, 8—18 cm lg., tenuibus, simplicibus, subscapiformibus foliis solitariis instructis, interdum subaphyllis. Folia praecipue radicalia petiolata, omnia utrinque arach-

noideo-tomentosa, subtus pubescentia densiora albo-incana nervis lateralibus vix prominulis, nervo medio prominente, supra griseo-arachnoidea; lamina ambitu lyrato-pinnatipartita, lobo terminali maximo ca. 5—7 cm lg. et 3.5—4 cm lt., ovato, apice obtusato vel acuminulato margine denticulato, denticulis apice nigro-cartilagineis; lobis lateralibus paucijugis (3—5) inaequalibus et inaequilateralibus subrotundatis minoribus ca. 1.—1.5 cm lg.; petiolo plano ca. 2—3 cm lg. et 0.3 cm lt. basi in vaginam dilatato. Calathidia solitaria erecta, demum ut videtur nutantia in sicco ante anthesin globosa ca. 2—2.5 cm in diam. Involucrum imbricatum, multiseriatum, arachnoideum in sicco brunneum; involucri phylla numerosissima, herbacea omnia margine ciliata ad apicem attenuata et rigidiuscula, exteriora ovato-lanceolata, interiora lineari-lanceolata apice longe barbellata. Achenia immatura coronulata, coronula membranacea. Pappus albus uniseriatus, setis longe plumosis, ut videtur involucro vix exsertus.

Typus: «Kumaun, Kutti Yangti valley, Byáns, 11—12000 ft., 30 VII 1886, n° 5712, J. F. Duthie» (LE).

Paratypus: «India, Garliang, Kumaon, 9000 ft., 21 VII 1948, n° 21228, W. Koelz» (NY, photo LE).

Species peculiaris *S. deltoideam* (DC.) Sch. Bip. in mentem vix revocat sed calathidio solitario, foliorum forma et involucri charactere valde differt.

УДК 561.6/.9 : 582.765.2 : 56 (118) (479.2)

И. А. Шилкина

НОВЫЙ ВИД *ANACARDIOXYLON* ИЗ ТРЕТИЧНЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ВОСТОЧНОГО ЗАКАВКАЗЬЯ

С 1 таблицей рисунков

I. A. SHILKINA. A NEW SPECIES OF *ANACARDIOXYLON* FROM THE TERTIARY DEPOSITS OF EASTERN TRANSCAUCASIA

У подножья склона горы Катар, в междуречье Куры и Иори Р. Фаталиевым в 1959 г. была найдена ископаемая древесина, которую в 1960 г. он передал мне на определение. Слои, содержащие эту древесину, входят в состав херсонского (среднего) горизонта верхнего сармата. Из этого же горизонта, но на 140 м ниже слоев, содержащих древесину, Фаталиевым (1963, 1964) была описана довольно богатая листовая флора, она включает 32 вида высших растений, в числе которых имеется 1 вид из сем. *Anacardiaceae* — *Rhus catarica* Fataliev.

Ископаемая древесина по некоторым признакам сходна с древесиной современного рода *Rhus*, но имеет признаки и других родов *Anacardiaceae* и не может быть отнесена ни к одному из них. Возможно, что листья и древесина могли принадлежать разным представителям этого семейства: в этом случае описываемый нами новый вид сумаховых *Anacardioxylon cataricum* обогащает состав сем. *Anacardiaceae* в сармате Кавказа и третичную флору в целом. Но не исключена возможность, что и листья, и древесина принадлежали к одному и тому же роду и виду, который по листьям был очень близок к роду *Rhus*, тогда как его древесина существенно отличалась от древесин этого рода. Такое сочетание вполне вероятно, поскольку известно, что древесина является структурой более консервативной, чем все остальные органы растения.

Anacardioxylon cataricum — восьмой вид рода *Anacardioxylon*, известный в настоящее время. На территории же Советского Союза он является вторым видом этого рода, первый — *Anacardioxylon uniradiatum* Felix — был описан Феликсом (Felix, 1894) из майкопских отложений Апшеронского полуострова, он сходен с современным родом *Spondias*, а не с *Rhus*, как *A. cataricum*. Сходство со *Spondias* обнаруживает также *Anacardioxylon spondiaeforme* Felix из третичных отложений о. Антигуа. Все же остальные 5 видов *Anacardioxylon* сходны с другими родами сем. *Anacardiaceae* (исключая *Rhus* и *Spondias*).

Образцы представлены небольшими кусочками древесины размером 2—3 см в диаметре и 3—5 см в длину. Древесина окаменелая, коричневато-серая с желтыми прожилками. Для анатомического исследования из древесины были изготовлены прозрачные шлифы в поперечном, радиальном и тангентальном направлениях.

Анатомическое описание. Древесина рассеяннососудистая. Годичные слои плохо различимы (видны только под микроскопом), граница слоев ровная, образована 4—5 рядами сплюснутых элементов.

Древесина состоит из сосудов, волокон либриформа, тяжевой, лучевой и кристаллоносной паренхимы.

Просветы сосудов одиночные, в цепочках по 2—3 или реже в группах по 3—5 просветов. В ранней древесине просветы многочисленные, крупные, с радиальным диаметром от 100 до 153 μ и тангентальным — от 90 до 125 μ. В поздней древесине просветы умеренно многочисленные, диаметры их соответственно равны 55—90 μ и 60—90 μ. Очертания просветов округло-овальные. Стенки сосудов не толстые, но утолщенные. Перфорация только простая. Местами полости сосудов заполнены тиллами. Межсосудистая поровость очередная, поры окаймленные, крупные, округло-многоугольной формы. Отверстия пор округлые, включенные. Поры между стенками сосудов и лучевых клеток многочисленные, довольно крупные, неправильной формы, занимают всю стенку луча.

Волокнистые элементы представлены волокнами либриформа. Волокна тонкостенные, неправильно-многоугольной формы. Поры на стенках волокон неразличимы. На границе слоев волокна сплюснуты в тангентальном направлении.

Паренхима диффузная и вазицентрическая, последняя образует обкладку в 2—3 слоя вокруг сосудов, вся тяжевая. Поры на стенках паренхимных клеток отмечены не были. Кроме обычной тяжевой паренхимы в древесине присутствует и кристаллоносная паренхима, тяжи которой располагаются рядом с первой. Обычно тяж кристаллоносной паренхимы состоит из 10—20 клеток. Каждая клетка содержит кристалл, имеющий в плане прямоугольные очертания.

Лучи только однорядные или (местами) с двурядными участками в 1—2 слоя. Высота лучей от 3 до 20 слоев. Лучи гомогенные с тенденцией к гетерогенности; состоят из лежачих и квадратных клеток. Квадратные клетки расположены по краям луча в 1—2 слоя. Между стенками сосудов и клетками луча имеются простые, довольно крупные поры неопределенной формы. Масляные клетки и слизевые каналы отсутствуют.

СРАВНЕНИЕ

Сравнение анатомического строения исследумой древесины с современными древесинами позволило выявить сходство ее с древесиной сем. *Combretaceae, Sabiaceae, Lauraceae* и *Anacardiaceae*. Однако первые 3 семейства наряду со сходством имеют и существенные различия (тип перфорации, рядность лучей), что не позволяет относить к ним исследуемую древесину. И только древесина видов сем. *Anacardiaceae* обнаруживает почти полное сходство с нашей древесиной. Общими чертами для древесин сем. *Anacardiaceae*, согласно литературным данным (Moll a. Jonssonius, 1908; Record, 1939; Heimsch, 1940, 1942 г.; Metcalf a. Chalk, 1950; Тахтаджян, 1966), присущими и исследуемой древесине, являются следующие: мелкие и средние размеры сосудов; расположение их одиночное или в цепочках по 2—4; исключительно простая перфорация; очередная межсосудистая поровость с крупными порами; узкие (однорядные) лучи; паратрахеальная паренхима; тиллы в сосудах; кристаллы в паренхимных клетках.

В настоящее время известно 6 родов сумаховых, установленных по ископаемым древесинам. 5 из них обнаруживают сходство с каким-либо одним современным родом этого обширного семейства (например, *Gluta*, *Mangifera* и др.), и только род *Anacardioxylon* объединяет в себе одновременно признаки разных родов.

Из 7 ранее известных видов *Anacardioxylon* исследованная древесина близка только к *A. uniradiatum* Felix (Felix, 1894; Ярмоленко, 1941) и *A. spondiaeforme* Felix из третичных отложений о. Антигуа. Однако отсутствие кристаллоносной паренхимы и тилл в сосудах у первого вида не позволяет отнести нашу древесину к этому виду, *A. spondiaeforme* также не имеет кристаллоносной паренхимы и к тому же лучи у него трех-четырехрядные.

Учитывая эти различия, исследованную древесину мы отнесли к новому виду — *A. cataricum* Shilkina, sp. n. Название вида — по месту находки (г. Катар).

Сем. ANACARDIACEAE

ANACARDIOXYLON CATARICUM Shilkina, sp. n.

Таблица, *1—4* [1]

(*см. вклейку в конце номера*)

Голотип: образец 1 коллекции 705 БИН АН СССР, Ленинград.

Диагноз: годичные слои неотчетливо выражены; просветы сосудов одиночные, в цепочках по 2—3, реже группами по 3—4 (5) просветов; очертания просветов округло-овальные. В ранней древесине сосуды многочисленные, радиальный диаметр их 100—153 μ, тангентальный — 90—125 μ; в поздней древесине диаметры сосудов соответственно 55—90 μ и 60—90 μ. Полости сосудов иногда заполнены тиллами. Перфорация только простая; межсосудистая поровость очередная, поры окаймленные, округло-многоугольной формы с включенными отверстиями. Волокна либриформа тонкостенные, лишены пор. Паренхима диффузная и паратрахеальная (вазицентрическая); вся тяжевая. Кроме того, имеется кристаллоносная паренхима, клетки которой содержат по одному кристаллу. Лучи однорядные, иногда с двурядными участками; высота — 3—20 слоев; гомогенные с тенденцией к гетерогенности: состоят в основном из лежачих клеток и частично квадратных, приуроченных к краям луча. Между стенками сосудов и клеток лучей есть многочисленные, неопределенной формы поры.

Геологический возраст и распространение. Верхний сармат, Междуречье Куры и Иори, правый берег Иори, южный склон горы Катар.

В заключение приношу свою искреннюю благодарность Р. Фаталиеву за материал, который послужил предметом настоящей статьи.

ЛИТЕРАТУРА

Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Фаталиев Р. (1963). Новый вид рода *Rhus* из верхнего сармата Закавказья. ДАН СССР, 148, 1. — Фаталиев Р. (1964). Верхнесарматская флора горы Катар в междуречье Куры и Иори. Автореф. диссерт. ДАН СССР, 148, 1. — Ярмоленко А. В. (1941). Ископаемые древесины майкопской свиты юго-восточного Закавказья. Флора и системат. высш. раст., 5. — Felix J. (1882). Studien über fossile Hölzer. — Felix J. (1894). Untersuchungen über fossile Hölzer. IV. Hölzer aus dem Kaukasus. Zeitschr. Deutsch. Geol. Ges., 46. — Heimsch C. R. (1940). Wood anatomy and pollen morphology of *Rhus* and allied genera. Journ. Arn. Arbor., 21. — Mercklin C. (1855). Palaeodendrologicon Rossicum. — Metcalf C. R. u. L. Chalk. (1950). Anatomy of the Dicotyledons, 2. — Moll J. W., H. H. Janssonius. (1908). Micrographie des Holzes. der aus Java vorkommenden Baumarten, II. — Record S. J. (1939). American woods of the family *Anacardiaceae*. Trop. Woods, 60.

СООБЩЕНИЯ

УДК 561.37 : 113.5/113.6 (282.252.1)

Г. Н. Садовников

ОКАМЕНЕЛОСТИ ЧЛЕНИСТОСТЕБЕЛЬНЫХ ИЗ ТУТОНЧАНСКОЙ СВИТЫ ВЕРХНЕЙ ПЕРМИ ТУНГУССКОГО БАССЕЙНА

С 2 рисунками и 2 таблицами рисунков

G. N. SADOVNIKOV. PETRIFIED ARTHROCAULINE PLANTS FROM THE TUTONCHAN SUITE (UPPER PERMIEN) OF THE TUNGUSKA RIVER BASIN

Анатомическое изучение представителей верхнепалеозойской флоры Восточной Сибири имеет огромное значение для палеоклиматических реконструкций на рубеже перми и триаса. В статье описывается два новых вида членистостебельных — *Arthropitys prynadae* и *A. tunguskana* из пермокарбоновых отложений по р. Нижняя Тунгуска. Они характеризуются большим количеством проводящих пучков и незначительным развитием вторичной ксилемы.

В статье описываются первые в Тунгусском бассейне находки окаменелых стеблей членистостебельных, собранных автором в туфогенно-осадочных породах тутончанской свиты верхней перми[1] (нижняя часть корвунчанской серии) на левом берегу р. Нижней Тунгуски против о. Гагарьего. Эти отложения содержат интересную флору, впервые собранную В. А. Мельниковым и Л. М. Шороховым в 1932—1937 гг. и частично описанную В. А. Хахловым (1940) и В. Д. Принадой (1970). Изучение тутончанской флоры чрезвычайно важно, с одной стороны, для познания процесса формирования мезозойских флор Сибири, с другой — для выяснения вопросов климатической зональности на рубеже перми и триаса. В настоящее время в составе тутончанской флоры известны: *Arthropitys* (?) *prynadae* Sadovn. sp. n., *A.* (?) *tunguskana* Sadovn. sp. n., *Paracalamites* sp., *Todites korvunchanica* Vlad., *T. borealis* (Pryn.), *Acrostichides srebrodolskae* (Schved.), *A. tunguskanus* (Pryn.), *Boweria* (?) sp., *Sphenopteris trisecta* Schved., *Lobatopteris multinervis* (Neub.), *L.* aff. *lebedevii* (Radcz.), *Cladophlebis kaoiana* Sze f. *taimyrensis* (Schved.), *Tersiella beloussovae* Radcz., *Yavorskyia radczenkovii* Schved., *Rhipidopsis lobata* Halle, *Glossophyllum* sp. и ряд вегетативных и генеративных частей растений в анатомической сохранности, изучение которых только начато.

Описанные образцы хранятся в отделе палеофлористики Геологического института Академии наук СССР в Москве (коллекция № 3760).

Автор выражает глубокую признательность Н. С. Снигиревской,

---

[1] Большинство геологов считает сейчас корвунчанскую серию в целом раннетриасовой. Однако это положение устарело. Палеонтологические данные, значительно пополнившиеся в последние годы, говорят о пермском возрасте нижней ее части (Ефремов, 1939; Садовников, 1964; Новожилов, 1965; Ярошенко, 1967).

С. В. Мейену и особенно Т. М. Гаррису, которые, познакомившись с материалом, высказали очень важные и интересные соображения о природе описываемых остатков, использованные автором в процессе работы.

Род ARTHROPITYS Goeppert 1865

Тип рода: *Calamites bistriata* Cotta 1832
Пермь Саксонии.

ARTHROPITYS (?) PRYNADAE Sadovnikov sp. n.

Табл. I (*см. вклейку*), *1—4*; рис. 1

Голотип: ГИН 3760/1. Тунгусский бассейн, левый берег р. Нижней Тунгуски против о. Гагарьего; тутончанская свита (верхняя пермь). Табл. I, *1—4*; рис. 1.

Диагноз. Стебель гладкий или бороздчатый (эпициклоидный) артростелический, с многочисленными (70—90) проводящими пучками и широкой гладкостенной сердцевинной полостью. На месте протоксилемы обычно наблюдаются протоксилемные лакуны. Имеется вторичная ксилема из трахеид с однорядными лестничными или округлыми окаймленными (?) порами с одно- или двурядными вторичными сердцевинными лучами. Первичные сердцевинные лучи широкие, в них наряду с тонкостенными паренхимными клетками встречаются толстостенные, по-видимому, склеренхимные клетки. Первичная кора мощная, с округлыми в поперечном сечении ложбиночными полостями.

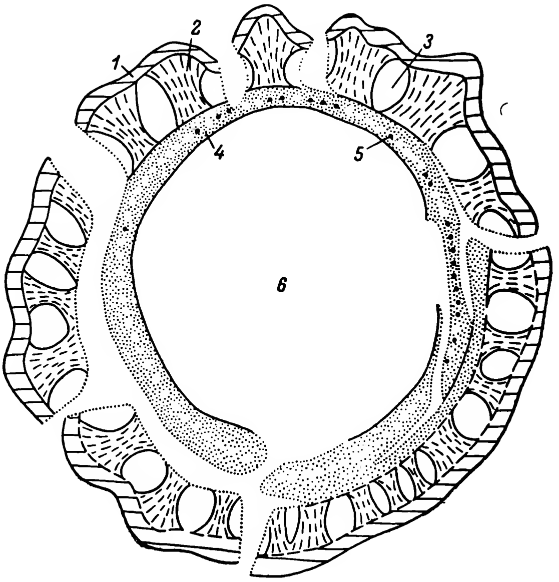


Рис. 1. Схема поперечного сечения стебля *Arthropitys* (?) *prynadae* Sadovnikov sp. n. (увел. 5), обр. ГИН 3760/1 (голотип), шлиф «а».

1 — периферическая часть первичной коры; *2* — радиальные тяжи паренхимы зоны лакун первичной коры; *3* — лакуны первичной коры; *4* — паренхима центрального цилиндра; *5* — проводящие пучки; *6* — сердцевинная полость.

Описание. В коллекции имеется несколько образцов минерализованных стеблей, из которых наиболее полно сохранился образец 3760/1, который выбран в качестве голотипа. Стебель диаметром 14—27 мм, гладкий или бороздчатый (эпициклоидный), число борозд (16) не соответствует числу проводящих пучков. В центре стебля имеется цилиндрическая гладкостенная полость (рис. 1), выстланная тканью, состоящей из 6—9 слоев паренхимных клеток, сильно сдавленных в радиальном направлении, со складчатыми радиальными стенками. Радиальные размеры клеток 0.01—0.015 мм, тангентальные — 0.05—0.07 мм. Толщина слоя этой ткани около 0.3 мм.

Количество проводящих пучков очень велико — 70—90. Они располагаются кольцом на одинаковом расстоянии от центра. Флоэмные и камбиальные части пучков сильно деформированы, и распознать эти ткани не удается. На месте разрушенной протоксилемы образовались протоксилемные лакуны (табл. I, *1*). Местами по стенкам лакун сохранились трахеиды протоксилемы. Метаксилема сложена 2—3 рядами округлых в сечении трахеид со спиральными и лестничными утолщениями. Вторичная ксилема состоит из радиальных рядов трахеид и разделяющих их вторичных сердцевинных лучей. Трахеиды вторичной ксилемы несколько сжатые в тангентальном направлении, с однорядными лестничными или округлыми окаймленными (?) порами (табл. I, *3*). Вторичные сердцевинные лучи одно- или двурядные, состоят из несколько сжатых в тангентальном направлении паренхимных клеток поперечником 0.015—0.025 мм в тангентальном и 0.02—0.03 мм в радиальном направлении. Первичные сердцевинные лучи имеют сложное строение. Ближе к центру между тяжами первичной ксилемы они состоят из относительно крупных (диаметром 0.03—0.07 мм) клеток, расположенных довольно правильными продольными рядами. Они изометричны, и лишь клетки, находящиеся в непосредственной близости к пучкам, существенно удлинены (до 0.17 мм). Дальше от центра в зрелой древесине первичные сердцевинные лучи состоят из более тонких вытянутых вдоль стебля клеток, сгруппированных в радиальные ряды, причем, кроме тонкостенных клеток, здесь имеются однослойные, реже двуслойные лучи толстостенных, по-видимому, склеренхимных клеток, по размерам, очертаниям и толщине стенок неотличимых на поперечном разрезе от трахеид вторичной ксилемы (табл. I, *1*).

Внутренняя часть первичной коры мощностью 0.3—0.5 мм состоит из паренхимных клеток с поперечником около 0.04—0.06 мм часто с извилистыми стенками. В ней над проводящими пучками обычно располагаются линзовидные группы (0.15×0.4 мм) более крупных клеток (0.06—0.09 мм в диаметре) часто с темным содержимым. Затем следует средняя зона ложбиночных лакун. Она очень мощная, шириной 2 мм в бороздах и 3.5 мм в области ребер. Лакуны диаметром около 2 мм разделены лентовидными тяжами паренхимной ткани, состоящей из сильно вытянутых в радиальном направлении и сгруппированных в радиальные ряды узких клеток. В средней части эти тяжи сплошные, лишь иногда 1—2 слоя клеток несколько отклоняются в сторону, образуя мелкие дополнительные лакуны. Во внутренней же и периферической части тяжи всегда разрыхлены многочисленными мелкими удлиненными лакунами шириной около 0.1 мм (табл. I, *4*; рис. 1). Наружная кора состоит в основном из довольно крупных (0.06—0.1 мм) паренхимных клеток (табл. I, *2*, *4*), несколько вытянутых в продольном направлении (до 0.24 мм), а в более глубоких частях — изометричных. Выражена гиподерма, состоящая из 2—3 слоев более мелких (0.03—0.05 мм) клеток. Эпидерма однослойная, ее клетки имеют размеры около 0.02×0.03 мм. Внешние стенки их утолщены очень слабо, всего до 0.004 мм. Устьица находятся на одном уровне с поверхностью эпидермы (табл. I, *2*). В поперечном разрезе стебля диаметр замыкающих клеток 0.01 мм, соседних 0.015 мм.

Особенности стелярной организации — наличие артростелы с каринальными каналами, примитивным типом поровости трахеид, широкой внутренней полостью — не оставляет сомнения в отнесении описываемых остатков к членистостебельным. Слабое развитие вторичной ксилемы может объясняться либо принадлежностью этих растений к группе со слабым вторичным ростом, либо тем, что мы имеем дело с молодыми ветвями. Однако, как показали исследования Эггерта (Eggert, 1962), большое количество проводящих пучков может быть только либо в зрелой части стебля, либо в ветви, отходящей от зрелой части. Ветви же закладываются всегда очень рано и, таким образом, в зрелой части стебля они также не могут быть молодыми. Следовательно, наши образцы не могут относиться к молодым ветвям и определенно принадлежали стеблям или ветвям первого порядка с ограниченным вторичным ростом, т. е. растениям, скорее всего относившимся не к *Calamitaceae*, а к *Sorocaulaceae* или *Equisetaceae*. Поэтому связывать их с родами, предложенными для каламитовых, можно лишь условно. Но выделение какого-нибудь нового рода сейчас, конечно, было бы неверным, тем более, что почти во всех чертах строения они принципиально не отличаются от каламитовых. По характеру первичной коры наши образцы близки к корням каламитовых, выделяемым в род *Astromyelon* (Renault, 1895; Schindewolf, 1951; Reed, 1952; Leistikow, 1962), и в какой-то мере к стеблям *Equisetum*. Наличие протоксилемных лакун и особенно устьиц определенно говорит за стеблевую их природу. Появление структур, близких к структурам корней, может объясняться тем, что мы имеем здесь дело с нижней прикорневой частью стебля, возможно с наземным корневищем. По наличию толстостенных клеток в первичных сердцевинных лучах и удлиненности клеток лучевой паренхимы наш вид напоминает представителей рода *Arthroxylon* (Reed, 1952, Cridland, 1959). Но у этого рода весь первичный сердцевинный луч состоит из склеренхимы, тогда как в наших образцах он сложен в массе тонкостенными клетками. Некоторая вытянутость клеток паренхимы сердцевинных лучей отмечается и у рода *Arthropitys*, а у отдельных представителей его — *A. communis* (Binney) Hirmer et Knoell var. *interlignea* Hirmer et Knoell — в сердцевинных лучах имеются ряды трахеид (Knoell, 1935). Вполне возможно, что в сердцевинных лучах тунгусских растений также имеются не склеренхимные волокна, а трахеиды. Таким образом, правильнее всего относить описываемые остатки к роду *Arthropitys*.

Сравнение. Большинство известных видов *Arthropitys* (и все представители *Astromyelon*) при том же и часто даже большем диаметре первичной ксилемы характеризуются значительно меньшим количеством проводящих пучков, чем наш вид, и, кроме того, отличаются несравненно более мощной вторичной ксилемой. Лишь *Arthropitys jongmansii* Knoell из верхов Вестфала А Западной Германии приближается к нашим образцам слабым развитием вторичной ксилемы, многочисленностью проводящих пучков, правда, при несколько большем диаметре стебля. Но и у этого вида расстояние между проводящими пучками в 1.5 раза больше, чем у наших форм (0.8 мм вместо 0.5 мм), и, кроме того, отсутствуют вторичные сердцевинные лучи, что резко отличает его от нашей формы.

Распространение. Тунгусский бассейн, тутончанская свита (верхняя пермь).

ARTHROPITYS (?) TUNGUSKANA Sadovnikov sp. n.

Табл. I, *5—6*; табл. II (*см. вклейку*), *1—6*; рис. 2

Голотип: ГИН 3760/6. Тунгуский бассейн, левый берег Нижней Тунгуски против о. Гагарьего, в 25 км ниже устья р. Таймуры. Тутончанская свита (верхняя пермь), Табл. II, *1*, *3—6*; рис. 2.

Диагноз. Стебель тупочетырехгранный с многочисленными проводящими пучками и широкой гладкостенной сердцевинной полостью. Первичная ксилема мезархная. Протоксилема часто разрушается, и на ее месте образуются протоксилемные лакуны. Вторичная ксилема относительно слаборазвитая, с многочисленными обычно однорядными вторичными сердцевинными лучами. Трахеиды первичной ксилемы спиральные, лестничные, точечные, вторичной — с однорядными лестничными или округлыми порами. Первичные сердцевинные лучи широкие, состоят из несколько вытянутых вдоль стебля паренхимных клеток. Первичная кора довольно мощная, без ложбиночных полостей. Листья мутовчатые, по длине значительно превышают междоузлия, полностью сросшиеся, образующие вложенные воронковидные листовые влагалища, с хорошо развитой палисадной паренхимой.

Описание. В коллекции имеется несколько образцов побегов этого растения. Наиболее полно сохранился образец 3760/6, по которому в основном и приводится описание. Стебель тупочетырехгранный, в местах ветвления становящийся звездчатым, полый внутри (рис. 2). Сохранившаяся внешняя зона сердцевины состоит из крупных (0.04—0.07 мм) округлых клеток. Непосредственно внутрь от большинства пучков располагаются широкие (0.09 мм) округлые полости, иногда заполненные черным гелефицированным веществом (табл. II, *1*, *2*). Проводящих пучков более 50. Они располагаются на одинаковом расстоянии от центра. Флоэму и камбий распознать не удается. Первичная ксилема мезархная. Протоксилема состоит из спиральных трахеид и обычно разрушается (табл. I, *5*, *6*). На ее месте образуются протоксилемные лакуны. Трахеиды метаксилемы более крупные, чаще всего с лестничными утолщениями. В боковых частях пучков трахеиды метаксилемы особенно крупные и часто точечные, с диаметром пор около 0.004 мм (табл. II, *3*). Вторичная ксилема состоит из радиальных рядов трахеид с однорядными лестничными или округлыми порами, разделенных обычно однорядными вторичными сердцевинными лучами. Первичные сердцевинные лучи состоят из 4—6 рядов паренхимных клеток, по-видимому, несколько вытянутых вдоль стебля, диаметром 0.02—0.04 мм (табл. I, *6*). Первичная кора неширокая (1—2 мм), на поперечном срезе во внутренней и внешней частях состоит из округлых паренхимных клеток диаметром 0.06—0.08 мм, а в средней части — из вытянутых в радиальном направлении клеток, образующих тяжи, разделенные межклеточными промежутками. Во внутренней части коры почти около каждого проводящего пучка имеется группа широкопросветных вытянутых вдоль стебля клеток, обычно заполненных черным гелефицированным веществом (табл. II, *1*). От основного стебля отходят очередные или, возможно, попарносближенные боковые ветви, в местах отхождения которых в стеле стебля образуются неширокие (соответствующие по ширине 2—3 проводящим пучкам) веточные лакуны (рис. 2). Количество проводящих пучков в основании ветви в одном случае достигает 20. Проводящие пучки боковых ветвей отличаются от стеблевых только степенью развития вторичной ксилемы.

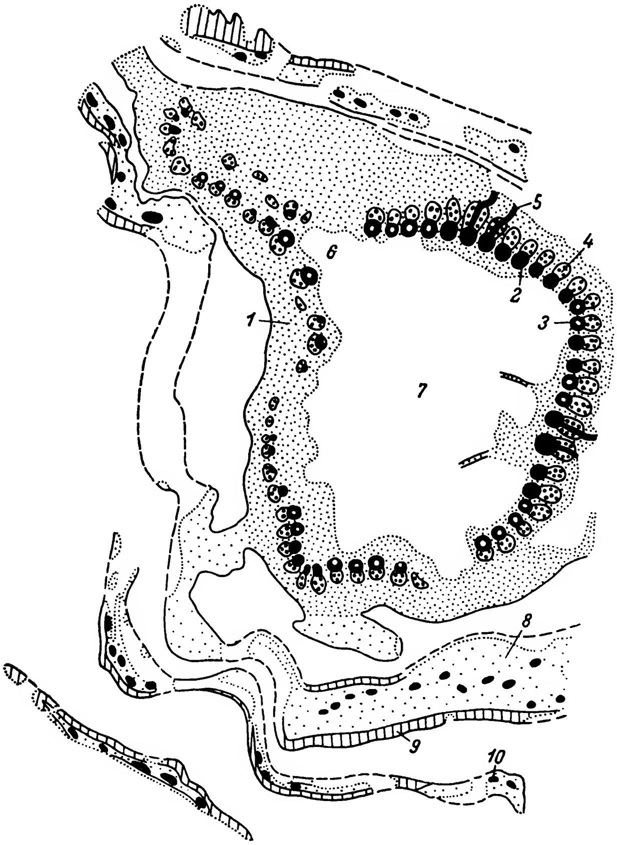


Рис. 2. Схема поперечного сечения побега *Arthropitys* (?) *tunguskana* Sadovnikov sp. n. (увел. 10), обр. ГИН 3760/6 (голотип), шлиф «а».

1 — паренхима стебля; *2* — первичная ксилема; *3* — первичная ксилема с протоксилемной лакуной; *4* — вторичная ксилема; *5* — листовой след; *6* — веточная лакуна; *7* — сердцевинная полость; *8* — губчатая паренхима листового влагалища; *9* — палисадная паренхима листового влагалища; *10* — проводящие пучки листового влагалища.

Листья располагались мутовчато и срастались друг с другом, образуя узковоронковидные листовые влагалища, вложенные одно в другое благодаря относительно небольшой длине междоузлий (рис. 2). В плоскости шлифа насчитывается 3 таких влагалища. Таким образом, длина листовой пластинки превышала длину междоузлия по крайней мере в 2.5 раза. Толщина листа вблизи узла достигает 1.5 мм, а затем уменьшается до 0.5 мм. Листовые влагалища почти совершенно гладкие, и только близ основания внутренняя поверхность их становится слабоволнистой, наружная несколько более волнистой, благодаря чему влагалище становится слабобороздчатым (табл. II, *6*; рис. 2); при этом бороздки соответствуют проводящим пучкам. Пучки листового влагалища в количестве, равном количеству их в стебле (т. е. более 50), состоят из спиральных, лестничных и точечных трахеид (табл. II, *3*). Внутренняя часть мезофилла листа состоит из мелких (0.01—0.03 мм) паренхимных клеток. Толщина этой ткани 0.3—0.5 мм. Далее к периферии по обе стороны листового влагалища располагается ткань, состоящая из клеток, вытянутых по направлению нормали к поверхности влагалища. Диаметр их 0.05 мм, длина обычно 0.1—0.15 мм. На внутренней поверхности листового влагалища ширина этой ткани часто уменьшается, на внешней стороне вблизи узла она, напротив, достигает 0.25 мм. Судя по расположению и характеру клеток, это скорее всего палисадная хлоренхима (табл. II, *6*). Одна из клеток этой ткани заполнена мелкими (0.007 мм) округлыми образованиями со стенками толщиной около 0.0015 мм, которые иногда встречаются и в других клетках (табл. II, *4—5*). Эти образования чрезвычайно напоминают водоросли, встречающиеся в подземных и наземных осевых органах цикадовых (Pant, Mehra, 1962).

Сравнение. *A.* (?) *tunguskana* имеет черты сходства с *Arthropitys* (?) *prynadae*, и все, что было сказано в разделе «Сравнение» последнего, может быть здесь повторено (исключая вопрос о сходстве с *Arthroxylon* и *Astromyelon*). Данный вид отличается от предыдущего угловатостью стебля, наличием ветвления, однородностью первичных сердцевинных лучей, отсутствием крупных полостей в первичной коре и др. (см. таблицу с сопоставлением признаков). Нельзя, конечно, считать исключенным, что эти черты отличия не видовые и обусловлены тем, что мы имеем здесь дело с разными частями стебля растения. Однако объединять в один вид явно различающиеся остатки до получения бесспорных доказательств их тесной связи было бы неверным. Срастание листьев с образованием широких многонервных листовых влагалищ характерно для многих представителей *Sorocaulaceae* и *Equisetaceae*, но длинные листовые влагалища, в несколько раз превышающие по длине междоузлия, известны лишь у *Schizoneura* Schimper et Mougeot и рода неопределенного систематического положения *Prynadaia* Sixtel. С одним из этих родов, возможно, и удастся при получении дополнительных данных связать описанные растения.

Сопоставление некоторых признаков новых видов рода *Arthropitys*

Показатели	*Arthropitys* (?) *prynadae*		*A.* (?) *tunguskana*	
Диаметр стебля	24	—	15	10
Диаметр цилиндра первичной ксилемы	15	12	—	8
Расстояние между проводящими пучками	0.4—0.6	0.4—0.5	0.5—0.7	0.5
Диаметр первичной ксилемы	0.2	0.15	0.25—0.3	0.25—0.4
Диаметр протоксилемных лакун	0.05—0.12	0.2—0.3	0.1—0.15	0.05—0.1
Диаметр трахеид:				
протоксилемы	0.01	—	0.007—0.03	0.005—0.02
метаксилемы	0.015—0.04	0.01—0.03	0.01—0.04	0.03—0.08
вторичной ксилемы	0.02—0.04	0.01—0.03	0.02—0.03	0.01—0.03
Ширина зоны вторичной ксилемы	0.3	0.2	0.3—0.6	0.2—0.55
Число трахеид вторичной ксилемы в радиальном ряду	9—12	7—9	8—18	5—12
Диаметр пор трахеид вторичной ксилемы	0.004×0.01	0.005	—	0.007
Число слоев клеток:				
вторичной ксилемы между сердцевинными лучами	1—4	1—4	1—2	1—2
первичных сердцевинных лучей	9—15	6—13	4—6	5—7
вторичных сердцевинных лучей	1—2	1—2	1	1
Число вторичных сердцевинных лучей в проводящем пучке	6—8	4—6	6—10	4—8

Распространение. Тунгусский бассейн, тутончанская свита (верхняя пермь).

ЛИТЕРАТУРА

Ефремов И. А. (1939). Первый представитель древнейших четвероногих из Сибири. ДАН СССР, 23, 1. — Новожилов Н. И. (1965). Новые двустворчатые листоногие из корвунчанской серии Нижней Тунгуски. В кн.: Молин В. А., Н. И. Новожилов «Двустворчатые листоногие перми и триаса Севера СССР». — Принада В. Д. (1970). Ископаемая флора корвунганской свиты. — Садовников Г. Н. (1964). О возрасте вулканогенных образований Тунгусской синеклизы.

ИАН СССР, сер. геолог., 11. — Хахлов В. А. (1940). Стратиграфия Тунгусского угленосного бассейна на основании изучения ископаемой флоры. Тр. Научн. конференции по изучению и освоению производительных сил Сибири, 2. Томск. — Ярошенко О. П. (1967). Спорово-пыльцевые комплексы и возраст туфогенных отложений Тунгусского бассейна. ИАН СССР, сер. геолог., 3. — Cridland A. A. (1959). A new species of *Arthroxylon* (*Calamitaceae*) from Pennsylvanian of Kansas. American Journ. Bot., 46. — Eggert D. A. (1962). The ontogeny of Carboniferous arborescent *Sphenopsida*. Palaeontographica, 110, B, 5—6. — Knoell H. (1935). Zur Sistematik der strukturbietenden Calamiten der Gattung *Arthropitys* Goeppert aus der mittleren Oberkarbon Westdeutschlands und Englands. Palaeontographica, LXXX, B, 1—4. — Leistikow K. U. (1962). Die Wurzeln der *Calamitaceae*. Inaugural-Dissertation. — Pant D., B. Mehra. (1962). Studies in Gymnospermous Plants. *Cycas*. — Reed F. D. (1952). *Arthroxylon*, a redifined genus of *Calamites*. Ann. Missouri Bot. Garden, XXXIX, 3. — Renault B. (1895). Recherches sur les végétaux fossiles du genre *Astromyelon*. Ann. Sci. Geol. Paris. 17. — Schindewolf O. H. (1951). Über Calamiten-Wurzeln aus dem rhainischen Oberkarbon. Neue Jahrb. Geologie u. Paläontologie, 94, B, 1.

УДК 561.5 (479.22)

Е. А. Цагарели

МЭОТИЧЕСКАЯ ФЛОРА ГУРИИ (ЮГО-ЗАПАДНАЯ ГРУЗИЯ)

E. A. TZAGARELI. MEOTIC FLORA OF GURIA (S.-W. GEORGIA)

В статье дается список мэотической флоры юго-западной Грузии. Список составлен на основе сборов автора из мэотических отложений Махарадзевского и Ланчхутского района за 1968—1969 гг. и коллекций М. Д. Узнадзе и И. В. Палибина.

О мэотической флоре Гурии сведений имеется немного. Известны только списки флоры, опубликованные П. А. Мчедлишвили (1956) и М. Д. Узнадзе (1965). Кроме того, в Палеоботанической лаборатории Ботанического института АН СССР среди коллекций И. В. Палибина имеются сборы Гурийской мэотической флоры (с. Чочхати) с предварительными определениями. У нас была возможность обработать коллекции И. В. Палибина и М. Д. Узнадзе и описать их вместе с нашим материалом. Богатый состав Гурийской мэотической флоры выявлен также палинологическими исследованиями Х. Н. Пурцеладзе (1968, 1970).

Наши сборы производились в 1968—1969 гг. в Махарадзевском и Ланчхутском районах западной Грузии.

Фаунистически охарактеризованный мэотис расположен трансгрессивно на разных горизонтах третичных отложений и также трансгрессивно перекрывается понтом. Литологически он представлен конгломератом, песчанистыми глинами и глинистыми песчаниками, с прослоями мергелей (Геология СССР, 1964).

Нами исследовано 6 разрезов, из них листовые отпечатки обнаружены только в четырех. Самое богатое местонахождение флоры находится в с. Чочхати. Во дворе школы, на дороге и в небольшом овраге обнажаются тонкослоистые голубовато-серые глины и серые мелкозернистые песчаники с редкими прослоями белых плотных мергелей. На этом участке отпечатки встречаются особенно часто. Обилием отпечатков и наилучшей сохранностью отличается линзовидный слой плотного мергелистого песчаника мощностью 20—30 см.

Намного беднее отпечатками мэотические слои у с. Тхинвали, а по дороге Кончкати—Ормети и в Нагобилеви обнаружены лишь единичные отпечатки листьев.

Приводим общий список мэотических растений из всех упомянутых местонахождений.

Ginkgoaceae — *Ginkgo adiantoides* (Ung.) Heer; *Pinaceae* — *Abies* cf. *cephalonica* Link, *Pinus* sp.; *Taxodiaceae* — *Cryptomeria japonica* D. Don foss.; *Cupressaceae* — *Cupressus* cf. *sempervirens* L., *Thuja occidentalis* L. foss.; *Gramineae* — *Gramineae* gen. indet.; *Liliaceae* — *Smilax excelsa* L. foss.; *Juglandaceae* — *Carya denticulata* (Web.) Iljinskaja, *Juglans acuminata* A. Br.; *Salicaceae* — *Salix coriacea* Usn., S. *varians* Goepp.; *Betulaceae* — *Betula* cf. *macrophylla* (Goepp.) Heer, *Carpinus* sp.; *Fagaceae* — *Castanea atavia* Ung., *Fagus orientalis* Lipsky foss. Palib., *Quercus drymeja* Ung., *Q. guriaca* Usn., *Q. neriifolia* A. Br., *Q. plio-variabilis* Kolak., *Q. cerris* L. foss.; *Ulmaceae* — *Ulmus bronii* Ung., *Magnoliaceae* — *Magnolia euxina* Palib.; *Schisandraceae* — *Schisandra* cf. *grossheimii* Kolak.; *Lauraceae* — *Apollonias* cf. *barbusana* (Cav.) A. Br., *Cinnamomum cinnamomeum* (Rossm.) Hollick, *C. lanceolatum* Heer, *Laurus pliocenica* (Sap. et Marion) Kolak., *L. nobilis* L. foss., *Lindera antiqua* (Heer) LaMotte, *Litsea magnifica* Sap., *L. pontica* Kolak., *Machilus nathorstii* Huzioka, *Oreodaphne heeri* Gaud., *Persea indica* Spr., *P. pliocenica* Laurent; *Menispermaceae* — *Cocculus laurifolius* DC.; *Artistolochiaceae* — *Aristolochia colchica* Kolak.; *Hydrangeaceae* — *Hydrangea maeotica* Tsagareli sp. n.; *Hamamelidaceae* — *Liquidambar europaea* A. Br.; *Platanaceae* — *Platanus aceroides* Goepp., *Platanus* cf. *lineariloba* Kolak.; *Rosaceae* — *Eriobotrya miojaponica* Hu et Chaney, *Malus parahupensis* Hu et Chaney, *Pyracantha coccinea* Roem., *Prunus* sp., *Rubus* sp.; *Leguminosae* — *Sophora europaea* Ung.; *Anacardiaceae* — *Pistacia miocenica* Sap.; *Aceraceae* — *Acer subcampestre* Goepp., *Acer* sp., *Sapindaceae* — *Sapindus falcifolius* A. Br.; *Aquifoliaceae* — *Ilex falsanii* Sap. et Marion, *I. simile* Kolak.; *Buxaceae* — *Buxus pliocenica* Sap. et Marion; *Rhamnaceae* — *Berchemia multinervis* (A. Br.) Heer, *Hovenia dulcis* Thunb. foss., *Frangula alnus* Mill. foss., *Rhamnus graefii* Heer, *Malvaceae* — *Hibiscus splendens* Baik.; *Thymelaeaceae* — *Daphne kimmerica* Kolak.; *Punicaceae* — *Punica* cf. *granatum* L. foss.; *Nyssaceae* — *Nyssa punctata* Heer, *N. longifolia* Usnadze et Tsagareli sp. n.; *Cornaceae* — *Thelycrania* (*Cornus*) *sanguinea* (L.) Fourr. foss. Laur. et Marty; *Araliaceae* — *Schefflera colchica* Kolak.; *Umbelliferae* — *Hydrocotyle reniforma* Tsagareli; *Ericaceae* — *Arbutus guriensis* Usn., *Epigaea baikovskaja* Ilinskaja, *Vaccinium integerrimus* Usnadze et Tsagareli sp. n.; *Ebenaceae* — *Diospyros brachysepala* A. Br., *Diospyros colchica* Usnadze et Tsagareli sp. n.; *Oleaceae* — *Fraxinus* sp.; *Styracaceae* — *Styrax pseudoofficinale* Baik.

Как видно из списка, мэотическая флора Гурии имела богатый систематический состав. Во флоре представлены как листопадные, так и вечнозеленые виды растений субтропического и влажного умеренно теплого климата. Наибольшее количество отпечатков приходится на деревья (*Cryptomeria*, *Pinus*, *Quercus*, *Fagus*, *Juglans* и лавровые); кустарники и лианы играли подчиненную роль. Травянистые растения входят в состав флоры в наименьшем количестве.

ЛИТЕРАТУРА

Геология СССР. (1964). X, 1. — Мчедлишвили П. А. (1956). Новые данные о мэотических флорах западной Грузии. ДАН СССР, 6. — Пурцеладзе Х. Н. (1968). Мэотическая флора бассейнов рр. Натанеби и Супса по данным палинологического анализа. Сообщ. АН ГрузССР, 52, 1. — Пурцеладзе Х. Н. (1970). Новые виды диксониевых из мэотических отложений юго-западной Грузии Сообщения АН ГрузССР, 57, 2. — Узнадзе М. Д. (1965). Неогеновая флора Грузии.

Геологический институт
Академии наук
Грузинской ССР,
Тбилиси.

(Получено 24 IX 1970).

УДК 541.621.2 : 57/58

В. Б. Касинов

НЕКОТОРЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ О БИОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗОМЕРИИ (ПО ПОВОДУ СТАТЬИ Ю. А. УРМАНЦЕВА, 1970)

V. B. KASINOV. SOME COMMENTS ON THE BIOLOGICAL ISOMERY (IN CONNECTION WITH THE PAPER BY U. A. URMANTZEV, 1970)

В статье рассматривается вопрос о правомерности некоторых теоретических положений, выдвинутых предшествующими исследователями в области биологической изомерии. Автор считает, в частности, что изучение последовательности стыков лепестков, осуществленное Ю. А. Урманцевым, является в сущности исследованием в области математической комбинаторики и биологический смысл явления неясен. В статье рассматривается также вопрос о значении и границах применимости понятия изомерии в биологии и о возможных теоретических и практических аспектах исследований изомерных живых систем.

Термин изомерия в биологической литературе, насколько мне известно, был впервые применен Р. Комптоном (Compton, 1910), назвавшем левые и правые растения ячменя и других злаковых «растениями-изомерами». Позже, в 1922 г., А. Герсбах (Gersbach, 1922) назвал открытые и исследованные им Л и П формы почвенного микроорганизма *Bacillus mycoides* примером изомерии бактерий. Таким образом, термин изомерия в биологии по традиции связан с энантиоморфными объектами, но этим его содержание не исчерпывается. С. Г. Навашин вперые существенно расширил круг явлений, охватываемых этим термином, допустив, что явная стереоизомерия, выражающаяся в энантиморфности фигур, образованных хромосомами двух половин делящейся клетки, существует после завершения деления в неявном виде в интерфазных ядрах, «...в которых хромосомные элементы сохраняют свойство изомерии» (Навашин, 1927). В дальнейшем область применения термина «изомерия» в биологии еще более расширилась (Урманцев, 1963; Касинов, 1967; Moller и др., 1967), однако едва ли можно утверждать, как это делает Ю. А. Урманцев в статье «Изомерия в живой природе. I. Теория», опубликованной в «Ботаническом журнале» (1970), что биологи до последнего времени «не подозревали» о существовании изомерии живых тел. Впрочем, если пренебречь интересами истории науки, то выяснение приоритета в использовании названного термина в биологической литературе имеет меньшее значение, нежели успехи в познании самого явления биоизомерии. Итак, что такое изомерия биологических объектов, или изомерия в живой природе?

Изомерия вообще означает какие-либо различия между объектами, состоящими из одинаковых частей (ἴσος — равный, одинаковый; μέρος — часть, греч.). Содержание термина должно, по-видимому, определяться характером рассматриваемых объектов и их частей, а также характером критериев «одинаковости» или «неодинаковости». Поскольку имеется намерение рассматривать не изомерию вообще, а именно биоизомерию, постольку необходимо определить, чем отличается изомерия биологических объектов от изомерии молекул или атомных ядер. В цитированной статье Ю. А. Урманцев, однако, ставит перед собой иную задачу, пытаясь обосновать взгляд на изомерию как на всеобщее свойство материи, одинаково присущее всем ее проявлениям. «Уже открытие химической и ядерно-физической изомерии давало повод для развития более широкого взгляда на изомерию. Но химики и физики этого не сделали. Между тем даже простое осознание того факта, что с математической точки зрения изомерия — это перестановки, ... с необходимостью приводило к выводу об изомерии как (в известном смысле [в каком? — *В. К.*]) всеобщем свойстве материи (в том числе, конечно, космической, социальной и биологической), а тем самым и к созданию более общего учения об изомерии» (стр. 153). Также и другие места статьи показывают, что Урманцев считает возможным и перспективным объединять в рамках «учения об изомерии» столь несходные объекты, как живые системы, молекулы и элементарные частицы (стр. 166) и даже языки и «различные математики и логики» (стр. 164). Само по себе создание некой единой теории всего сущего и несуществующего, назовем ли мы ее теорией изомерии или как-нибудь иначе, является вечной целью науки, которая обычно не формулируется в явной форме, но просто подразумевается. Естествоиспытатели избегают декларировать эту цель, так как состояние наших знаний не позволяет надеяться создать искомую научную теорию в близком будущем. Поэтому попытки добиться прогресса на пути к этой цели остаются уделом философов. Вполне понятна осторожность химиков и физиков, которые не выдвинули положения об изомерии как о всеобщем свойстве материи, вопреки, казалось бы, очевидности. Дело в том, что в физических науках огромную роль играет понятие сплошной среды, которому в математике соответствует понятие континуума. Биолог, рассматривая ту или иную область живой системы, например просвет кровеносного сосуда, также нередко обнаруживает, что наилучшей моделью, передающей важнейшие свойства этой области, служит представление о сплошной среде или вообще объекте, в котором отсутствуют определенным образом расположенные структурные компоненты. Но если внутренняя вещественная структура области не имеет значения, то о различных изомерных состояниях ее нет смысла говорить. Как, например, можно было бы использовать понятие изомерии в гидродинамике или теории поля? Таким образом, изомерия может быть обнаружена отнюдь не во всех проявлениях материи, а только в таких, которые имеют более или менее стабильную вещественную структуру. Подсчет числа мысленно возможных вариантов такой структуры, разумеется, не зависит от ее природы и в этом смысле имеет всеобщий характер. Но методы, позволяющие производить такие подсчеты, если даже вслед за Урманцевым назвать их «теорией» или «общим учением об изомерии», не являются чем-то новым; основные из них давно уже разработаны математиками, работавшими в области комбинаторики. Совокупность этих методов, конечно, не составляет теории биологической изомерии, хотя бы уже потому, что их применение не ограничено спецификой объектов.

Ввиду отсутствия определения понятия биологической изомерии остается неясным биологический смысл комбинаторных задач, рассматриваемых в статье Урманцева на примере стыков лепестков; рассматриваются стыки двух видов ($n = 2$), обозначенных + и —. В частности, непонятно, почему следует ограничить число допустимых k-размещений с повторениями из элементов n видов, которое равно n^k (см. Виленкин, 1969), исключая из него число тех размещений, которые могут быть преобразованы поворотами.

Своеобразие измерии биологических объектов определяется тем, что части, которые мы можем выделить в живой системе, не обладают устойчивостью или неразложимостью, или «атомарностью» в той форме, в какой ею обладают части, создающие изомерию молекул или атомных ядер. Структурная лабильность живой системы, в частности клетки, играет важную роль в обеспечении интеграции или согласования обменных процессов (Франк, 1970) и вообще необходима для активной жизнедеятельности. Непостоянство структуры и молекулярного состава живых систем затрудняет определение их изомерных состояний, особенно на молекулярном уровне. Компоненты, которые имеет смысл рассматривать как «части», составляющие биоизомер, должны быть много сложнее молекул. Отсюда вытекает другое затруднение, обусловленное высокой специфичностью сложных биологических структур. Так, свойства атомарного кислорода, выделенного из любого источника, одинаковы, так же как свойства воды, глюкозы или, скажем, некоторого определенного олигопептида. Но уже свойства более сложных соединений — РНК, ДНК, определенных белков — в разных организмах различны, хотя физиологические функции каждого из этих соединений во всей живой природе сходны. Если от молекул перейти к органеллам или клеткам, то станет ясно, насколько сильно зависят свойства компонентов живой системы, выполняющих определенные физиологические функции, от ее таксономической принадлежности. Свойства «атомарных» частей в живой природе в значительной мере определяются информацией, заключенной в геноме, и являются далеко не столь постоянными, как свойства атомов химических элементов. Тем не менее перечни общих свойств, характеризующих ядра, митохондрии, хлоропласты, микротубулы, клетки различной тканевой принадлежности, отдельные органы, в том числе органы или части тела, маркирующие морфологические оси, и т. п., могут быть составлены в значительной мере независимо от перечней таксономических признаков организмов, если и не для всей живой природы, то в пределах очень крупных таксонов. В этих пределах и с учетом указанных ограничений, связанных с непостоянством структуры, понятие биоизомерии может быть использовано. Под частями, слагающими биоизомер, можно понимать, как правило, надмолекулярные компоненты, выполняющие определенные функции и структурно связанные с другими частями. Части можно считать одинаковыми, если они могут быть мысленно совмещены при некоторой заданной точности наложения. Названные ограничения, наложенные на многообразие любых частей, которые упоминаются в общем определении изомерии, позволяют придать изомерии в живой природе некоторые отличительные черты.

В то же время становится очевидным, что различия между биоизомерами (т. е. различия в строении при сходстве по составу) служат одним из проявлений биологической изменчивости. Изменчивость — более общее явление, так как она может выражаться различиями не только в строении, но также и в составе. Организмы разного состава, т. е. не состоящие из одинаковых частей, по определению не являются изомерами. Нужно подчеркнуть, что это ограничение имеет довольно искусственный характер, так как первоначальные различия между организмами в строении, т. е. в числе и расположении их частей, могут приводить в процессе развития к различиям в составе. Тем не менее оно не является совсем бесполезным, поскольку, как было показано в ряде исследований последних лет, организмы, имеющие разное строение и способные неограниченно сохранять и передавать свои особенности потомству при бесполом размножении, могут оставаться настолько же сходными по составу, насколько сходны любые две особи совершенно одинаковой генетической конституции (имеются в виду данные о наследовании дублетного фенотипа у инфузорий — Sonneborn, 1963; Beisson, Sonneborn, 1965, и асимметричной конфигурации у рясковых — Касинов, 1968а, 1969а). Итак, термин биоизомерия обозначает некоторую часть совокупности явлений, охватываемых в биологии термином изменчивость, и при этом часть, выделяемую, с одной стороны, по соображениям исторического и методического характера, связанным с так называемой проблемой левизны — правизны (Ludwig, 1932), а с другой — по причине своеобразия самих явлений, исследование которых представляет научный интерес.

Генетические исследования дублетных инфузорий и энантиоморфных рясок, а также и другие исследования (Sonneborn, 1930; Sabbadin, 1958, 1961; Tar, Török, 1967) указывают на существование биологической изменчивости особого типа, который еще не имеет общепринятого названия, если не считать предложенного Т. Сонneборном применительно к инфузориям термина «цитотаксис». Однако не следует думать, будто изменчивость этого же типа свойственна всем биоизомерам вообще. В действительности изменчивость биоизомеров может также идти по типу модификаций, мутаций или комбинаций, т. е. в этом грубом делении может быть какой угодно (см. примеры в работе Касинов, 1969б). Отсюда видно, что поиски теории биоизомерии, которая не совпадала бы с теорией биологической изменчивости или не являлась бы частью последней, бесперспективны. Но, как известно, общей теории биологической изменчивости, или теории биологического многообразия, иначе говоря, теоретической биологии как стройной научной дисциплины в настоящее время не существует, и вряд ли ее удастся создать, рассматривая искусственно ограниченную совокупность проявлений изменчивости, называемую биологической изомерией.

Рассматриваемая статья Ю. А. Урманцева подтверждает это заключение, так сказать, от противного. Предлагаемая в ней теория заключается в рассмотрении упомянутых выше комбинаторных, а не биологических вопросов. Ю. А. Урманцев использует биологическую модель (перекрывание лепестков в некоторых венчиках), но ставит вопрос не о том, как и почему лепестки перекрываются, как и почему способ перекрывания меняется и т. п., а о том, какие способы перекрывания логически возможны при некоторых произвольных условиях. Таким образом, биологическая модель здесь служит лишь формой, в которую облечена комбинаторная, по существу не биологическая задача. Кроме этого, в статье содержится ряд утверждений общего характера, называемых «следствиями» и «теоремами». Эти утверждения также не составляют теории биологической изомерии, ибо относятся, как подчеркивает Урманцев, к любым изомерам. Поскольку, однако, они могут иметь отношение также и к биоизомерам, их следует кратко обсудить.

В следствиях 1 и 2 утверждается, что строение цветка или любого способного изомеризоваться объекта[1] невозможно правильно передать посредством только одной диаграммы. Это, разумеется, верно. Однако одна из важнейших функций науки заключается в создании упрощенных моделей действительности, причем для отказа от простоты требуется нечто большее, нежели констатация очевидного факта, что действительность сложнее модели. Нарисовать одну диаграмму проще и экономнее, чем 10 или 100; в то же время остается неясным, насколько важна дополнительная информация, которую мы получим, отказавшись от преимуществ упрощенной модели. Каково биологическое значение различий между изомерами венчиков, рассмотренными Урманцевым? Не обусловлено ли их возникновение неизбежной неточностью работы регулирующих систем организма, которая придает процессам морфогенеза в некоторой мере стохастический, вероятностный характер? Роль случайных факторов в возникновении некоторых изомерных состояний (Л$^+$, П$^+$, Л$^+$, П$^-$) у рясковых была показана на примере комбинаций признаков Л, П, выражающих левую или правую конфигурацию особи, определяемую по порядку развития ее дочерних особей, и признаков +, —, выражающих асимметрию очертаний самой особи (Касинов, 1968б). Если возникновение изомерных состояний не детерминировано никаким биологическим механизмом, то представление их в виде различающихся схем или диаграмм, по-видимому, не несет информации, которая была бы способна возместить затраты времени и труда на построение и рассмотрение этих диаграмм.

Следствие 3 содержит умозрительную классификацию проявлений изомерии, основанную на предпосылках, которые остаются скрытыми от читателя. Эта классификация названа законом изомеризации. Однако далее, как ни странно, закон изомеризации изложен уже в виде «теоремы» 3. Любопытно, что «теоремы» Урманцева не сопровождаются доказательствами и не предваряются аксиомами («следствия», очевидно, не являются аксиомами как по содержанию, так и по той причине, что «закон изомеризации» фигурирует и как «следствие» и как «теорема»). Закон изомеризации Урманцев формулирует следующим образом: «Любой объект при своем развитии должен неминуемо проходить через фазу изомеризации, т. е. фазу изменения связей и отношений между элементами еще при константном составе» (стр. 165). В этом утверждении неявно предполагается, что любой объект развивается или по крайней мере способен к развитию. Но как могут развиваться, например, элементарные частицы или атомы? Если же отнести это утверждение к живым системам, то нужно отметить, что оно голословно, так как все конкретные примеры биоизомеров, упомянутые в статье (листья, венчики), относятся к развитым объектам, а не к различным стадиям развития какого-либо одного объекта. В развитии многих организмов, особенно животных в фазе гаструляции, действительно важную роль играют морфогенетические движения, приводящие к изменению взаимного положения клеток, но едва ли имеются основания рассматривать это хорошо известное явление как непременное условие всякого развития и отрывать его от протекающих в то же время изменений в химическом и клеточном составе.

---

[1] Оговорка об объекте, способном изомеризоваться, очевидно, стоит в противоречии с положением об изомерии как всеобщем свойстве материи. Если это положение считать верным, то материальных объектов, не способных к изомеризации, не может быть.

«Теорема» 1 опять-таки названа законом, на этот раз законом полиморфизации. В ее формулировке говорится о законах комбинирования, причем читатель остается в неведении, что такое «законы комбинирования» и каковы они. Правда, далее приводятся примеры, но они мало помогают. Так, относительно периодической системы Д. И. Менделеева говорится, что законы комбинирования для нее — это «сложный алгоритм, задаваемый совокупностью ядерно-физических законов». Каков же все-таки этот «алгоритм» и в каком отношении он находится с «определенными (какими? — *В. К.*) правилами обращения с аксиомами», каковые правила, по мнению Урманцева, служат законами комбинирования для построения полиморфических рядов «различных математик и логик» (стр. 164)?

«Теорема» 2 или закон соответствия выражается следующим утверждением: «любой объект данных ... полиморфических рядов должен обязательно одно-однозначно (изоморфно), или одно-многозначно (гоморфно), или много-многозначно (полиморфно) в той или иной мере (в какой? — *В. К.*) соответствовать другим объектам других полиморфических рядов» (стр. 164). Но мыслимо ли вообще какое-либо иное соответствие, нежели изо- или гомо-, или полиморфное? Очевидно, нет, и потому это утверждение тавтологично. Сопоставление любых двух рядов или вообще двух произвольных множеств как раз и заключается в установлении между их элементами какого-либо мысленного соответствия. Это не «закон», а просто обычный математический прием.

«Теорема» 4 имеет настолько всеобщий характер, что трудно представить, как ее можно конкретно использовать в биологии. Она формулируется так: «...каждая форма движения материи должна подчиняться не только всеобщим, но и специфическим законам сохранения, определенным константам типа h, c ..., другим инвариантам» (стр. 165). Оставляя в стороне удивительную мысль о константах и инвариантах как о неких сущностях, которые подчиняют или контролируют формы движения материи, приведем известное высказывание одного из самых выдающихся физиков Р. Фейнмана (1968): «Один философ сказал: „Для самого существования науки необходимо, чтобы в одних и тех же условиях всегда получались одни и те же результаты“. Так вот, этого не получается. ... Поэтому в действительности для самого существования науки совершенно необходимо вот что — светлые умы, не требующие от природы, чтобы она удовлетворяла каким-то заранее придуманным условиям, как того требует наш философ». Необходимое по Р. Фейнману условие научного мышления представляется особенно уместным рядом с заключительным следствием 4, в котором мысль о непременном существовании частных законов сохранения находит конкретное воплощение. Следствие 4, названное биологическим законом сохранения, состоит в следующем: «как бы (при принятых условиях) края лепестков ни накладывались друг на друга, за пределы теоретически возможного числа изомеров и значных состояний венчик не выйдет» (стр. 166). Разумеется, этот «закон сохранения» вполне верен так же, как верно, например, что как бы мы ни переставляли на 64 полях шахматной доски 2 фигуры, число возможных расстановок не превысит $64 \cdot 63 = 4\,032$. Но растение ведь не знает, какие условия были заранее приняты; оно может изменить число лепестков или перейти к такому расположению, при котором лепестки вовсе не перекрываются, и т. п. Настоящие законы сохранения говорят не о том, что получится, если ввести такие-то вымышленные ограничения, а о том, каковы эти ограничения в действительности, т. е. каковы границы наших возможностей в реализации тех или иных вымышленных ситуаций.

Итак, «законы» Ю. А. Урманцева, к сожалению, не выражают правил, которым следует природа и познание которых могло бы расширить возможности научного предвидения. Более того, невозможность научного предвидения является его принципиальной позицией, как показывает сформулированный им ранее (Урманцев, 1966) «принцип диссимметрии жизни», на который он ссылается также и в рассматриваемой статье. Этот принцип заключается в том, что «...никакими симметрическими или антисимметрическими операциями из свойств одного антипода нельзя предсказать, вывести свойств другого». Если учесть, что никаких иных операций, которые позволяли бы предсказывать свойства биоизомеров, Урманцев не предлагает, то «принцип диссимметрии жизни» можно рассматривать просто как констатацию нашего нынешнего невежества относительно путей осуществления биологических преобразований. Но методологически недопустимо возводить невозможность научного предсказания в принцип самой науки. Научные законы и принципы всегда являются в какой-то мере ограничениями или запретами, но запрещают они отнюдь не научное предвидение, а некоторые логические модели, которые могут существовать в сознании, но реализация которых противоречит порядку вещей. Например, в сознании может существовать идея движения со сверхсветовой скоростью, но законы теории относительности утверждают, что эта идея нереальна. Такие запреты не ограничивают, а, наоборот, облегчают и расширяют возможности научного предвидения. Можно предположить, что «принцип диссимметрии жизни» просто неудачно сформулирован, и Урманцев хотел сказать, что энантиоморфные биологические объекты никогда не являются точными зеркальными отражениями друг друга. Но в таком случае этот принцип является частным случаем более общего и общепринятого положения, согласно которому в живой природе вообще нет абсолютного сходства, нет полного соответствия между биологическими объектами во всех деталях их атомно-молекулярной структуры. Что же касается энантиморфных объектов, то нужно заметить, что Л и П формы какого-либо одного вида во всяком случае более сходны, нежели однотипные формы разных видов; например, зная свойства Л формы кедра, можно с бо́льшим успехом предсказать свойства П формы кедра, чем свойства Л формы сосны или кокосовой пальмы.

Все сказанное выше не означает, что исследованиям явления биоизомерии суждено оставаться бесплодными в теоретическом отношении. Характер различий между двумя моделями объектов-изомеров, заданными с некоторой точностью, можно определить по тем операциям или преобразованиям, которые нужно выполнить над одной из них, чтобы сделать ее неотличимой от другой. В морфологии с этой целью издавна используются следующие операции: отражение, поворот, параллельный перенос, включение части или ее изъятие. Эти мысленные операции, имеющие своим источником практический опыт человека по обработке предметов, в общем соответствуют операциям, которые в действительности применяются самой живой системой в морфогенетических процессах. Таким образом, использование упомянутых геометрических и квазигеометрических операций побуждает и позволяет классифицировать явления формообразования иначе и более строго, чем при использовании классического деления морфогенеза на процессы роста и дифференцировки или роста, дифференцировки и локализации (Weiss, 1947). Возможно поэтому, что исследования биологической изомерии будут способствовать лучшему пониманию морфогенеза. Такие исследования весьма актуальны, так как в настоящее время не только не существует какой-либо единой теории морфогенеза (Уоддингтон, 1970), но даже остается неясным, на каком математическом языке следует говорить о проблемах морфогенеза (Фомин, 1970). Другая область, где исследования биоизомерии, причем в значительной мере экспериментальные, могут привести к интересным результатам, связана с вопросом о природе биологически передаваемой информации. Некоторые работы, относящиеся к этой области, были цитированы выше (см. также Касинов, 1970).

Возможности использования явления изомерии в селекции ограничиваются тем, что конфигурация организмов, особенно растений, как правило, не наследуется при половом размножении. Однако для сельскохозяйственного производства могут представлять интерес изомерные формы, сохраняющие специфические признаки при вегетативном (а иногда и при половом) размножении, а также формы с длительным жизненным циклом. Возможно, что удастся практически использовать эффект антидромности, т. е. периодическую смену или чередование конфигураций при возникновении метамерных частей. На возможное практическое значение лево-правой изомерии в медицине указывает, в частности, цитированная выше работа (Moller и др., 1967), в которой показана связь между сердечной недостаточностью и общим усилением черт асимметрии во внутреннем строении человека.

В серьезных исследованиях биологической изомерии как теоретического, так и практического характера следует правильно оценивать место новых полученных сведений в общей системе биологических знаний и избегать теоретических перегибов, способных лишь дискредитировать научный поиск в этой области.

ЛИТЕРАТУРА

Виленкин Н. Я. (1969). Комбинаторика. — Касинов В. Б. (1967). Изомерия организмов как генетическая проблема. В сб.: Материалы научной конференции Радиобиологического отдела Физико-технического института, 13. — Касинов В. Б. (1968а). О наследовании признака левизны—правизны у рясковых. Генетика, 4, 11 : 11. — Касинов В. Б. (1968б). Изучение конфигурации особей в наследственно стойких лево- и правостороннем клонах многокоренника. Биофизика, 13, 6 : 1092. — Касинов В. Б. (1969а). О наследовании левизны—правизны у рясковых и других организмов. Генетика, 5, 2 : 22. — Касинов В. Б. (1969б). О симметрии в биологии. — Касинов В. Б. (1970). Исследования биологической изомерии. 1—3. Биофизика, 15, 3 : 557. — Навашин С. Г. (1927). Опыт структурного изображения свойств половых ядер. В сб., посвящ. И. П. Бородину, 94. — Уоддингтон К. Х. (1970). Основные биологические концепции. В сб.: На пути к теоретической биологии, 11. — Урманцев Ю. А. (1963). О видах диссимметрии в природе. Биофизика. 8, 1 : 9. — Урманцев Ю. А. (1966). О свойствах D- и L-модификаций биологических объектов. Усп. соврем. биолог., 61, 3 : 374. — Урманцев Ю. А. (1970). Изомерия в живой природе. I. Теория. Бот. журн., 55, 2 : 153. — Фейнман Р. (1968). Характер физических законов. — Фомин С. В. (1970). Некоторые математические проблемы биологии. Биофизика, 15. 2 : 344. — Франк Г. М. (1970). Клеточные структуры и функция клетки. Биофизика, 15, 2 : 298. — Beisson J., T. M. Sonneborn. (1965). Cytoplasmic inheritance of the organization of the cell cortex in *Paramecium aurelia*. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 53, 2: 275. — Compton R. H. (1910). On right- and left-handedness in Barley. Proc. Cambr. Philos. Soc., 15 : 495. — Gersbach A. (1922). Ueber die Wenigkeit des Kolonie-auslaufes des *Bacillus mycoides* («Isomerie» bei Bakterien). Zbl. Bakt., I, 88 : 97. — Ludwig W. (1932). Das Rechts—Links-Problem im Tierreich und beim Menschen. — Moller J. H., A. Nakib, R. C. Anderson, I. E. Edwards. (1967). Congenital cardiac disease associated with polusplenia: a developmental complex of bilateral «left-sidedness». Cirkulation, 36, 5 : 789. — Sabbadin A. (1958). Regulative powers and the determination of situs viscerum in the buds of Botryllus schlosseri (Pallas). X Internat. Congr. Zool., Sect. VII, 32. — Sabbadin A. (1961). Nuove ricerche sull'inversione sperimentale del situs viscerum in Botryllus schlosseri (Ascidiaceae). Archivio Oceanogr. Limnolog., 12, 2 : 131. — Sonneborn T. M. (1930). Genetic studies on Stenostomum incaudatum. 2. The effect of leadacetate on the hereditary constitution. Journ. experiment. Zool., 57 : 409. — Sonneborn T. M. (1963). Does preformed cell structure play an essential role in cell heredity? In: The nature of biological diversity, 165. — Tar E., L. J. Török. (1967). Study of twin organisms spontaneously developed by adult Dugesia tigrina. Acta Biol. Acad. Sci. Hung., 18, 3 : 245. — Weiss P. (1947). The problem of specificity in growth and development. Yale Jurn. Biol. Med., 19, 3 : 235.

Физико-технический институт
им. А. Ф. Иоффе
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 22 VI 1970).

УДК 581.9 : 582.32 (235.5) (597.1)

Т. Поч

ИССЛЕДОВАНИЕ ГОРНОЙ БРИОФЛОРЫ ПРОВИНЦИИ ХАЖАНГ (ДРВ). *MUSCI*

С 6 рисунками

T. PÓCS. STUDIES ON THE MOUNTAIN BRYOFLORA OF THE HA-GIANG PROVINCE (DEMOCRATIC REPUBLIC VIETNAM). *MUSCI*

На основе полученных данных о горизонтальном и вертикальном распространении видов мхов автор пытается анализировать бриофлору горной территории провинции Хажанг, устанавливает Малайские и Китайско-Японские флористические связи, свойственные горным областям Северного Вьетнама.

Как мы уже сообщали,[1] обработка бриологического материала, собранного проф. И. В. Грушвицким в ходе экспедиций 1963 и 1966 гг. в горных районах Северного Вьетнама (провинций Хажанг и Лаокай) и предоставленного автору для определения, позволила выявить 90 видов, в том числе 50 видов печеночников (Поч, 1971) и 40 видов листостебельных мхов. Обзору последних, а также анализу всего исследованного материала и посвящена настоящая статья.

В приводимом далее перечне видов приняты те же обозначения, что и в предыдущей статье (Поч, 1971).

ПЕРЕЧЕНЬ ВИДОВ ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫХ МХОВ *MUSCI*, СОБРАННЫХ И. В. ГРУШВИЦКИМ

**1. *Fissidens* cf. *auriculatus* C. Müll. — Хажанг: в 15 км к сев-вост. от г. Хажанг на берегу реки, № 41. (Распр.: Индия, Вост. Китай).

***2. *Fissidens braunii* (C. M.) Dz. et Molkenb. — Хажанг: близ г. Хажанга, на почве, высота над уровнем моря 200 м, № 66/3/а. (Распр.: Ява, Филиппинские о-ва).

3. *Fissidens* cf. *mittenii* Paris var. *javanicus* Fleisch. — Хажанг: близ г. Хажанга, на почве, 700 м, № 63/2/в. (Распр.: Сев. и Средн. Вьетнам, Сингапур, Ява, Суматра, Цейлон).

***4. *Fissidens xiphioides* Fleisch. — Хажанг: близ г. Хажанга, 700 м, № 63/2/в. (Распр.: Ява, Филиппинские о-ва, Рюкю).

**5. *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. — Хажанг: близ Фобанга, на почве, 1400 м, №№ 66/6, 66/9. (Распр.: космополитный вид).

*6. *Dicranodontium didymodon* (Griff.) Par. — Лаокай: близ Лосытун (в 4 км от Шапа), на коре культивируемой *Cunninghamia lanceolata*. 1600 м, №№ 63/6/с, 63/8/g. (Распр.: Средн. Вьетнам, Кхаси).

***7. *Dicranoloma* cf. *assimile* (Hampe) Par. — Хажанг: моховой лес близ Фобанга, на коре, 2000 м, №№ 21/f, 37/b. (Распр.: Суматра, Ява. Калимантан, Сулавеси, Минданао).

8. *Dicranoloma braunii* (C. M.) Par. — Хажанг: моховой лес близ Фобанга, на коре, 1800 м, № 26/а. (Распр.: Сев. и Средн. Вьетнам, Таиланд. Лаос, Малакка, Суматра, Ява, Калимантан, Сулавеси, Молуккские о-ва. Ломбок, Филиппинские о-ва, Нов. Гвинея, Нов. Каледония, Нов. Гебриды, Самоа, Таити).

9. *Dicranoloma fragile* (Hook.) Broth. — Лаокай: близ Лосытуна, на коре, 1600 м, № 63/6/b. (Распр.: Сев. и Средн. Вьетнам, Непал, Кхаси, Ассам, Бирма, Нильгири, Лусон).

10. *Leucobryum javense* (Brid.) Mitt. — Хажанг: моховой лес близ Фобанга, на коре, 1800—2000 м, №18/а. (Распр.: Сев. и Средн. Вьетнам. Юньнань, Гонконг, Вост. Китай, Южн. Индия, Цейлон, Малакка, Суматра, Ява, Калимантан, Бутан, Филиппинские о-ва, Нов. Гвинея).

---

[1] Первое сообщение автора, касающееся печеночников *Hepaticae* Хажанга. см. «Ботанический журнал», 1971 г., т. 56, № 5.

11. *Leucobryum neilgherrense* C. M. Лаокай: близ Лосытуна, на коре, 1600 м, № 63/7/а. (Распр.: Индия, Ява, Китай, Сев. Вьетнам).

**12. *Syrrhopodon japonicus* (Besch.) Broth. — Хажанг: моховой лес близ Фобанга, на коре, 1800—2000 м, № 28/b. (Распр.: Япония, Южн. Китай).

**13. *Molendoa yuennanensis* Broth. Syn.; *M. sendtneriana* var. *yunnanica* Györffy — Хажанг: близ Фокау, на известняках, № 38. (Распр.: Южн. Китай — Юньнань. Сычуань).

*14. *Weisia viridula* (L.) Hedw. — Хажанг: близ Фобанга, на почве, 1400 м, № 13/d. (Распр.: космополитное; в Азии: Гималаи, Китай, Япония, Филиппинские о-ва, Средн. Вьетнам, Ява).

15. *Rhizogonium spiniforme* (L.) Bruch — Хажанг: моховой лес близ Фобанга, на коре, 1800 м, №№ 30, 32/b. (Распр.: пантропический вид).

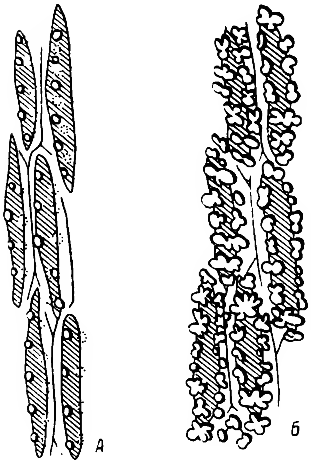


Рис. 1. Клетки *Papillaria semitorta* (C. Muell.) Jaeg. (*А*) и *P. semitorta* var. *grossepapillosa* Pócs (*Б*).

16. *Pilotrichopsis dentata* (Mitt.) Besch. — Лаокай: близ Лосытуна в 4 км к вост. от Шапа, на коре, 1600 м, № 65/5. (Распр.: Сев. Вьетнам, Китай, включая Тайвань, Япония).

17. *Papillaria semitorta* (C. Muell.) Jaeg. var. *grossepapillosa* Pócs var. n. A typo differt papillis magnis, multifidis verrucosis. Floribundariae nipponicae similis.

Exemplum typi varietatis novae in Herb. Academiae Agriensis Paedagogicae, Hungaria (EC) est positum (рис. 1, *Б*).

Клеточные папиллы крупные, бородавчатые, сходные с папиллами *Floribundaria nipponica* Noguchi.

Тип — Хажанг: близ г. Хажанга, на коре *Ficus roxburghii*, 700 м, 6 63/3/d (рис. 1, *Б*). (Распр. *P. semitorta*: Цейлон, Гималаи, Бирма, Сев. и Средн. Вьетнам, все Зондские о-ва).

18. *Meteorium helminthocladum* (C. Muell.) Fleisch. — Хажанг: близ г. Хажанга, на коре *Ficus roxburghii*, 700 м, № 63/3/а. (Распр.: Вьетнам, Юго-Зап. и Вост. Китай, включая Тайвань, Япония, Цейлон). Во Вьетнаме имеется много переходных форм к *M. buchananii* (Brid.) Broth., вследствие чего *M. helminthocladum* является, может быть, лишь разновидностью или подвидом *Meteorium buchananii*.

19. *Barbella asperifolia* Card. — Лаокай: моховой лес близ Лосытуна (в 4 км от Шапа), на коре, 1600 м, № 63/7/в. (Распр.: Сев. Вьетнам, Индия, Цейлон, Ява, Тайвань, Япония).

** 20. *Floribundaria* cf. *armata* Broth. — Хажанг: моховой лес близ Фобанга, на ветвях, 1800—2000 м, №№ 19, 22, 36/а. (Распр.: сев.-зап. Юньнань).

***21. *Floribundaria pseudo-floribunda* Fleisch. — Хажанг: близ г. Хажанг, на ветвях, 200 м, №№ 66/2, 66/4. (Распр.: Ява, Лусон, Япония, Квинсленд, Нов. Гвинея, Нов. Гебриды). Другие местонахождения в Сев. Вьетнаме: пров. Лаокай — близ Шапа, колл. Чан Нинь 65/5; пров. Хоабинь — горы Нуи-Бье (Nui-Bieu) близ Тюли (Tu-ly), на коре, 550 м, колл. Поч, Нинь. Бих. № 3133/b; пров. Ниньбинь — Нац. парк Кукфын, где он обычен на коре, гниющих стволах, на ветвях или на живых листьях и на известняках близ Бонга (Bong), 400—600 м, колл. Поч, Нинь, Бих, №№ 3009/n, 3013/b, 3016/n, 3023/g, h, 3025/m, p, 3034/f, b, 3036/h, 3044/d, 3062/d, 3063/a, 3086/c, 3102/k. Вьетнамские растения полностью идентичны с образцами из Японии и с Явы. Этот вид в Сев. Вьетнаме встречается чаще, чем *Floribundaria floribunda* (Dz. et Molkenb.) Fleisch., известный только из нескольких мест.

**22. *Meteoriella soluta* (Mitt.) Okam. — Хажанг: моховой лес близ Фобанга, на ветвях, 1800 м, № 17. (Распр.: Сикким, сев.-зап. Юньнань, юго-зап. Сычуань, юго-зап. Хунань, Вост. Китай: г. Хванчжан; Тайвань на выс. 2000—3000 м; Южн. Япония: о-ва Яку, Кюсю, Сикоку и Хонсю). Наиболее интересное, редкое растение, хорошо изображенное Ногуши (Noguchi, 1968 : 155, f. 116/2), который рассматривает его как реликтовый вид, сохранившийся на больших высотах (Noguchi, 1951 : 26). Имеет характерное распространение (рис. 2, в).

23. *Homaliodendron crassinervium* Thér. — Хажанг: близ г. Хажанга, на коре *Ficus roxburghii*, 700 м, № 63/3/f. (Распр.: Сев. и Средн. Вьетнам, эндем.).

24. *Homaliodendron exiguum* (Bosch et Lac.) Fleisch. — Хажанг: в 40 км к сев-вост. от г. Хажанга, на коре, № 40 с. (Распр.: Цейлон, Суматра, Ява, Калимантан, Филиппинские о-ва, Сев. Вьетнам, Ассам, Нов. Гвинея, Таити, Африка: Иль-де-Франс).

25. *Homaliodendron microdendron* (Mont.) Fleisch. — Хажанг: в 15 км к сев-зап. от г. Хажанга, на ветвях, № 43. (Распр.: Сикким, Бутан, Кхаси, Юньнань, Бирма, Сев. и Средн. Вьетнам, Малакка, Калимантан, Филиппинские о-ва).

26. *Homaliodendron scalpellifolium* (Mitt.) Fleisch. — Хажанг: моховой лес близ Фобанга, на коре, 2000 м, № 28. (Распр.: Цейлон, Суматра, Ява, Сулавеси, Амбон, Тернате, Серам, Хальмахейра, Минданао, Бутан, Сев. и Средн. Вьетнам, Вост. Китай, Япония, Нов. Гвинея).

***27. *Eriopus flaccidus* Broth. — Хажанг: моховой лес близ Фобанга, на коре среди других мхов, 1800—2000 м, № 26. (Распр.: Лусон — гора Банахао).

28. *Pinnatella ambigua* (Lac.) Fleisch. — Хажанг: на берегу ручья близ г. Хажанга, на ветвях, № 44. (Распр.: Индия, Бутан, Бирма, Сев. Вьетнам, Филиппинские о-ва, Ява, Суматра).

**29. *Pinnatella microptera* (C. Muell.) Fleisch. — Хажанг: в 40 км к сев.-вост. от г. Хажанга, на коре, № 40/в. (Распр.: Таиланд, Сингапур, Филиппинские о-ва).

30. *Thuidium* (*Thuidiella*) *bonianum* Besch. — Хажанг: близ г. Хажанга, на скалах, 200 м, № 66/1. (Распр.: Сев. и Средн. Вьетнам, эндем).

31. *Thuidium glaucinoides* Broth. var. *verrucosa* Fleisch. — Хажанг: близ г. Хажанга, на коре *Ficus roxburghii*, 700 м, № 63/3/с. (Распр. вида: Сев. Вьетнам, Бирма, Малакка, Китай, включая Тайвань, все Зондские о-ва, Нов. Гвинея, Фиджи, Самоа).

***32. *Pleuropus luzonensis* Broth. Syn.: *P. nilgheriensis* (Mont.) Toyama f. *luzonensis* (Broth.) Toyama — Лаокай, близ Шапа, 1600 м, на коре, № 63/4/а. (Распр.: Вост. Китай, включая Тайвань, Южн. Япония, Филиппинские о-ва, Ява).

33. *Erythrodontium julaceum* (Hook.) Par. — Хажанг: в 10 км от г. Хажанга на коре *Bombax malabaricum*, № 45/в. (Широко распространен в тропической Азии и Африке).

34. *Acanthocladium deflexifolium* (Mitt.) Ren. et Card. — Лаокай: близ Лосытуна, в 4 км от Шапа, 1600 м, на коре, №№ 63/8/с, f; Хажанг: в моховом лесу близ Фобанга, на коре, 1800 м, № 21/е. (Распр.: Гималаи, Сев. Вьетнам, Лусон).

35. *Chionostomum latifolium* Thér. et Henry, c. sp.! — Хажанг: близ г. Хажанга, на коре *Thea assamica*, 350 м, № 63/1. (Распр.: Сев. Вьетнам, Шапа, Таиланд).

36. *Trichosteleum pseudo-mammosum* Fleisch. Syn. n.: *T. demangei* Thér. et Henry in Tixier., 1966 : 168—171. — Хажанг: близ г. Хажанга, на коре, 700 м, № 63/2. (Распр.: Ява, Сев. и Средн. Вьетнам). Наше растение во всех деталях идентично с типовыми образцами *Trichosteleum demangei* Thér. et Henry,[1] но я не смог найти какую-либо разницу между этим последним и *T. pseudo-mammosum* Fleisch., вследствие чего полагаю, что *T. demangei* нужно считать его синонимом.

---

[1] Типовой образец *Trichosteleum demangei* автор получил от M-me Jovet-Ast (Лаборатория криптогамных, Музей естественной истории, Париж).

***37. *Ectropothecium buitenzorgii* (Bel.) Jaeg. — Хажанг: близ Фобанга, на почве, 1400 м, №№ 12, 13; Лаокай: в 4 км к вост. от Шапа, близ Лосытуна, 1000 м, на коре? №№ 63/6/а, 63/8/d, е. (Распр.: Суматра, Ява, Сулавеси, Калимантан, Амбон, Серам, Филиппинские о-ва).

38. *Isopterygium minutirameum* (C. M.) Jaeg. var. *tonkinense* Besch. — Хажанг: близ г. Хажанга, на почве, 350 м, № 63/2/а. (Распр. вида: Сев. и Средн. Вьетнам, Суматра, Ява, Калимантан, Австралия, Фиджи, Маркизские о-ва; var. *tonkinense*, вероятно, эндем).

39. *Isopterygium pohliaecarpum* (Sull. et Lesq.) Jaeg. Syn.: *I. textorii* (Lac.) Mitt. — Хажанг: близ Фобанга, на почве, 2000 м, № 31/а. (Распр.: Сев. и Средн. Вьетнам, Таиланд, Южн. Индия, Малакка, Калимантан, Лусон, Китай, включая Тайвань, Япония).

**40. *Pogonatum nudiusculum* Mitt. — Хажанг: моховой лес близ Фобанга, на почве, 2000 м, № 31/с. (Распр.: Сикким, Бутан, Южн. Китай, Лусон).

ФИТОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ВЫВОДЫ

1. Географическое распространение

По своему географическому распространению виды мохообразных, собранные в провинции Хажанг ДРВ, могут быть отнесены к 9 типам ареалов. Наибольшее число видов относится к группе малайских элементов (21 вид); это, по-видимому, подтверждает отнесение Герцогом (Herzog, 1926 : 351) всего Индокитайского полуострова, включая и Северный Вьетнам, к средней части Индомалайи. С этой точкой зрения согласуются и выводы автора, сделанные ранее на основе изучения бриофлоры Вьетнама (Pócs, 1965 : 491). Весьма значительно также и число эндемов Индокитая. Кроме этих двух элементов флоры, эндемичных видов и малайских, существенное значение имеет группа восточноазиатских флористических элементов, распространенных в Южной Японии, на Тайване и в Южном Китае.

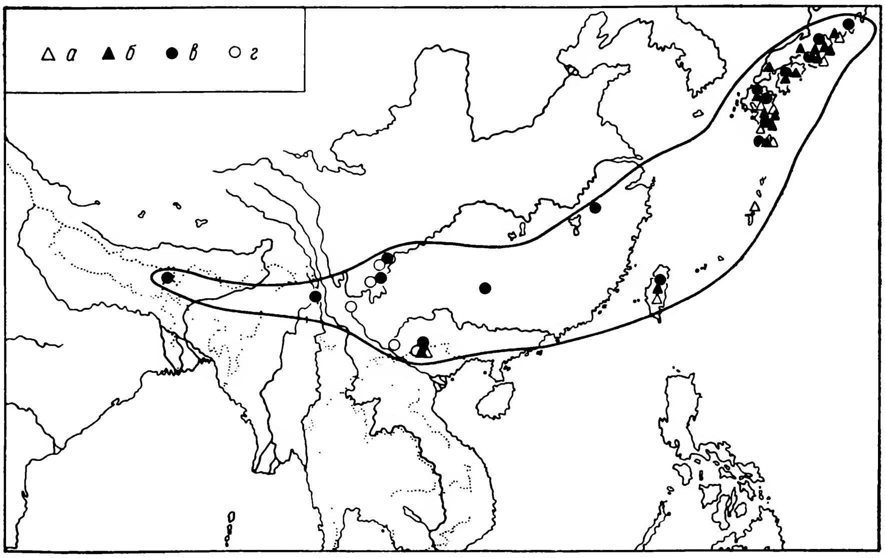


Рис. 2. Распространение восточноазиатских элементов.

а — *Bazzania fauriana*; б — *Drepanolejeunea japonica*; в — *Meteoriella soluta*; г — *Molendoa yunnanensis* (южнокитайский элемент).

В приводимые ниже списки входят также и менее важные флористические группы; ареалы характерных представителей ряда групп показаны на соответствующих картах.

Эндемичные виды. Их ареал охватывает Индокитай, включая Кхаси, или ограничивается только территорией Вьетнама. 10 видов: *Baz-*

zania angustistipula, *B. vietnamica*, *Plagiochila subplanata*, *Radula assamica*, *Cheilolejeunea brimensis*, *Cololejeunea grushvitzkiana*, *Papillaria semitorta* var. *grossepapillosa*, *Homaliodendron crassinervium*, *Thuidium bonianum* и *Chionostomum latifolium*.

Малайские элементы. Распространены в основном на Малайском архипелаге. Отсутствуют или очень редки в континентальной Азии. 21 вид: *Acromastigum echinatiforme*, *Telaranea neesii*, *Anastrophyllum bidens*, *Plagiochila renitens*, *Heteroscyphus decurrens*, *Schistochila blumei*, *Sch. recurvata*, *Drepanolejeunea elegans*, *D. tenuis*, *Cololejeunea leonidens* var, *saccata*, *Fissidens braunii*, *F. mittenii* var. *javanicus*, *F. xiphioides*, *Dicranoloma assimile*, *Trichosteleum pseudo-mammosum*, *Ectropothecium buitenzorgii*; частично встречаются также в Океании малайско-океанические элементы: *Dicranoloma braunii*, *Floribundaria pseudo-floribunda*, *Homaliodendron scalpellifolium*, *Thuidium glaucinoides*, *Isopterygium minutirameum*. (Рис. 3 и 4).

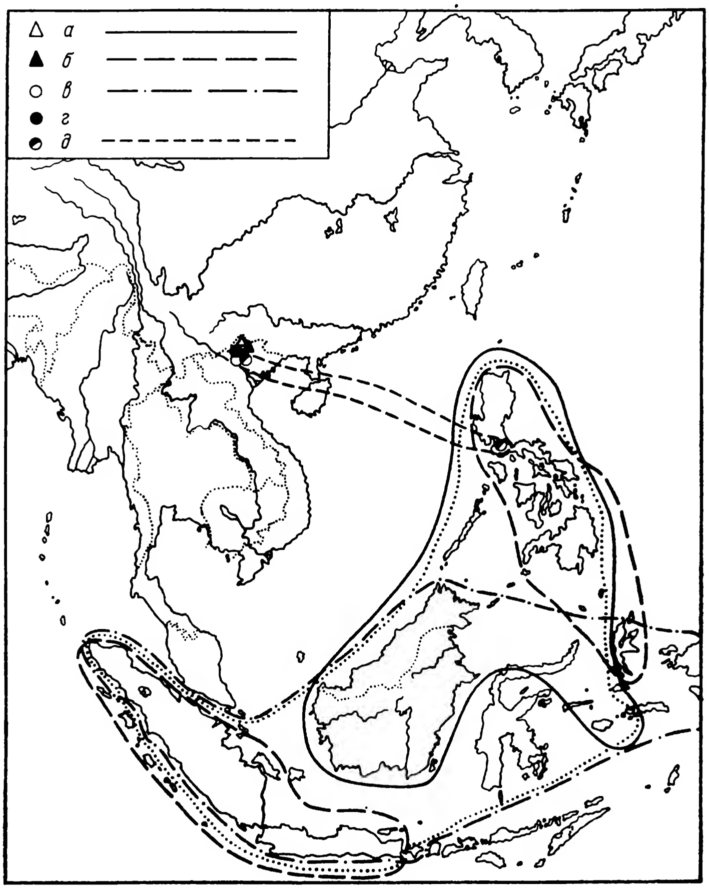


Рис. 3. Распространение малайских элементов.

а — *Ectropothecium buitenzorgii*; б — *Acromastigum echinatiforme*; в — *Telaranea neesii*; г — *Schistochila blumei*; д — *Eriopus flaccidus*.

Индо-малайские элементы. Распространены в Индо-Малайской области, от Индии до субтропических районов Южного Китая и Южной Японии, а также по всему Малайскому архипелагу. 14 видов: *Bazzania tridens*, *Plagiochila semidecurrens*, *Spruceanthus semirepandus*, *Metzgeria conjugata* ssp. *japonica*, *Leucobryum javense*, *Barbella asperifolia*, *Homaliodendron microdendron*, *Pinnatella ambigua*, *Isopterygium pohliaecarpum*; часть из них — индо-малайско-океанические элементы — распространены также в Океании, иногда также в Австралии и Новой Зеландии: *Heteroscyphus argutus*, *H. communis*, *Schistochila aligera*, *Radula aneurusmalis*, а *Microlejeunea cucullata* также на Мадагаскаре (рис. 5).

Восточноазиатские элементы. Проникают из субтропических и умеренных областей Восточной Азии до гор Северного Вьетнама. Они распространены от Южной Японии, Рюкю, Восточного и Южного Китая, Хайнаня и Тайваня до Северного Вьетнама, три вида достигают Гималаев (Г). 11 видов: *Bazzania fauriana*, *Plagiochila fruticosa* (Г), *Radula* cf. *obtusiloba*, *Frullania makinoana (F. tamarisci* ssp. *moniliata* f.), *Drepanolejeunea japonica*, *Cololejeunea goebelii* f. *dolichostyla*, *C. formosana*, *Microlejeunea punctiformis* (Г), *Syrrhopodon japonicus*, *Meteorium helminthocladum*, *Meteoriella soluta* (Г). (Рис. 2).

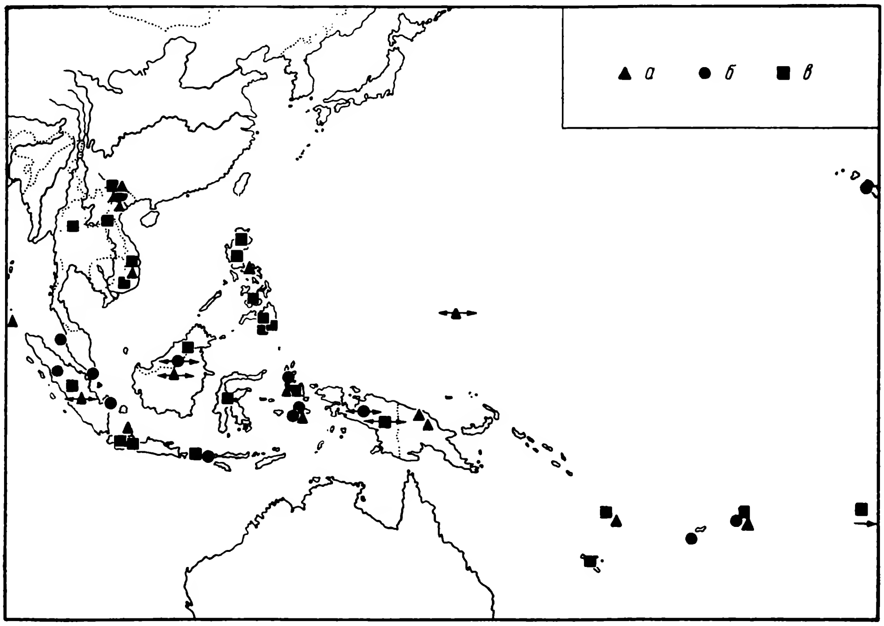


Рис. 4. Распространение малайско-океанических и индо-малайско-океанических элементов.

а — *Schistochila aligera*; *б* — *Heteroscyphus decurrens*; *в* — *Dicranoloma braunii*.

Южнокитайские элементы. В основном эндемичные виды Юньнани и других частей Южного Китая; их ареал распространяется также на соседние горы Северного Вьетнама. 4 вида: *Herberta chinensis*, *Cololejeunea yunnanensis*, *Molendoa yunnanensis* (рис. 2, *г*), *Floribundaria armata.*

Три вида произрастают только в тропических и субтропических областях континентальной Азии: *Chandonanthus birmensis* (также Мадагаскар и Суматра), *Porella perrottetiana*, *Fissidens auriculatus.*

Палеотропические элементы распространены в тропиках Африки, Азии (и Океании). 4 вида: *Chandonanthus hirtellus* (рис. 6), *Frullania serrata*, *Homaliodendron exiguum*, *Erythrodontium julaceum.*

Пантропический элемент — *Rhizogonium spiniforme.*

Космополитные элементы — *Ceratodon purpureus* и *Weisia viridula.*

Дизъюнктивные элементы — *Plagiochilion fimbriatus* и *Plagiochila asymmertica* являются общими с Гималаями, *Eriopus flaccidus* — с Филиппинами (о. Лусон), а *Acanthocladium deflexifolium* — с обеими этими территориями. *Jungermannia truncata* и *Pogonatum junghuhnianum*, помимо Малайского архипелага, встречаются частично в Гималаях, частично в рассматриваемой области. Поразительно разорванные ареалы характерны для *Frullania alstonii*, *Pinnatella micropterа* и *Pogonatum nudiusculum.*

Если сравнить приведенную выше картину с анализом всей бриофлоры Вьетнама (Pócs, 1965) или с осуществленными другим методом несколькими анализами Тиксье (Tixier, 1966а : 177, 1966б : 206—207) в отношении бриофлоры ряда областей Вьетнама, мы получим почти совпадающую картину. Значительное отличие, заключающееся в большем богатстве горной области Хажанг восточноазиатскими видами, частично объясняется ее географическим положением. Если первоначально для всей территории Вьетнама было известно только 23 таких вида, т. е. всего 3% от состава всей бриофлоры, то теперь в исследованной области найдено 11 видов этой группы. Это значит, что почти 15% опубликованных видов восточноазиатского распространения сосредоточены именно здесь. Во флоре Южного Вьетнама роль этих видов второстепенна, их только 6 (около 1%), тогда как в Восточном Китае, например в Кванг-шане (Kwangshan), их уже 39%; с другой стороны, тропических элементов в последнем случае 16% против приблизительно 60% в нашей области. Этот факт подтверждает правильность проведения северной границы Индо-Малайской области в Южном Китае, к северу от рассматриваемого района.

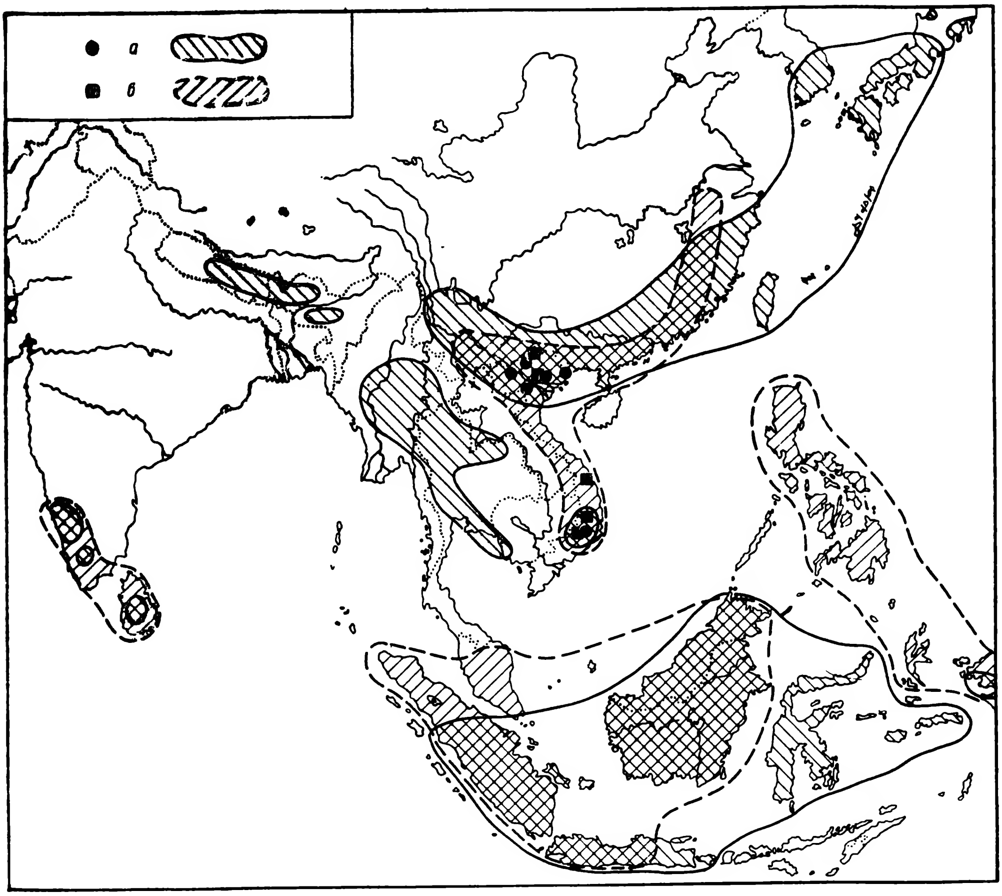


Рис. 5. Распространение индо-малайских элементов.

а — *Bazzania tridens*; *б* — *Leucobryum javense*.

2. Высотное распространение

Учитывая то, что собранный материал относится к различным высотам над уровнем моря, можно также провести анализ высотного распространения рассматриваемых видов. Прежде всего следует отметить, что группа видов, которые принадлежат к поясу тропических дождевых лесов, никогда не появляется выше 800 м над ур. м. Эти виды имеют почти исключительно тропическое распространение. Сюда относятся: *Spruceanthus semirepandus*, *Cololejeunea goebelii*, *Fissidens braunii*, *F. mittenii* var. *javanicus*, *F. xiphioides*, *Floribundaria pseudo-floribunda*, *Homaliodendron microdendron*, *Pinatella ambigua*, *P. microptera*, *Thuidium bonianum*, *Erythrodontium julaceum*, *Chionostomum latifolium*, *Isopterygium minutirameum*.

Виды, встречающиеся в зоне горных дождевых лесов выше 800 м над ур. м., были собраны главным образом на высоте 1800—2000 м в вечнозеленом влажном горном дождевом, так называемом моховом лесу. Часть этих видов имеет горно-тропическое распространение. Это *Bazzania angustistipula*, *Acromastigum echinatiforme*, *Telaranea neesii*, *Plagiochilion fimbriatus*, *Plagiochila acanthophylla*, *P. asymmetrica*, *P. fruticosa*, *Schistochila aligera*, *Sch. blumei*, *Sch. recurvata*, *Radula acuminata*, *R. assamica*, *Frullania alstonii*, *Dicranodontium didymodon*, *Dicranoloma assimile*, *D. braunii*, *D. fragile*, *Eriopus flaccidus*, *Pleuropus luzonensis*, *Acanthocladium deflexifolium*, *Pogonatum junghuhnianum*, *P. nudiusculum*.

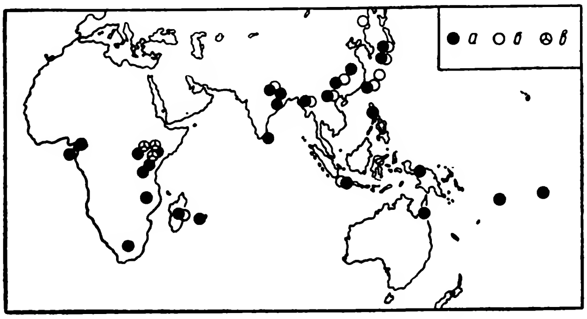


Рис. 6. Распространение палеотропических элементов *Chandonanthus hirtellus* и его родичей.

а — *Ch. hirtellus*; *б* — *Ch. hirtellus* var. *birmensis*; *в* — *Ch. hirtellus* ssp. *giganteus*.

Другая часть видов моховых лесов распространена в умеренно-субтропических зонах, встречаясь уже на довольно низких высотных уровнях в Восточной Азии, в области субтропических вечнозеленых лесов (например, на уровне 0—800 м в южной части Японии). В нашей области эти виды находят свой оптимум именно в горных дождевых лесах и едва ли спускаются ниже, чем 1000 м. Сюда относятся: *Chandonanthus hirtellus*, *Radula obtusiloba*, *Drepanolejeunea japonica*, *Lejeunea boninensis*, *Microlejeunea punctiformis*, *Syrrhopodon japonicus* и др.

Имеются также виды с распространением в горах как субтропической, так и тропической зон. Это *Bazzania fauriana*, *Meteoriella soluta* и др.

Наконец, нужно отметить наличие большого числа восточноазиатских видов (в приведенном списке отсутствующих) с очень широкой экологической амплитудой, чья встречаемость не связана с какой-либо определенной растительной зоной; три таких вида встречаются даже на Дальнем Востоке СССР в Амурской области или на Сахалине, а именно: *Chandonanthus birmensis*, *Brachiolejeunea sandvicensis* и *Metzgeria conjugata* ssp. *japonica*.

ЛИТЕРАТУРА

Поч Т. (1971). Исследование горной бриофлоры провинции Хажанг (ДРВ). *Hepaticae*. Бот. журн., 56, 5. — Brotherus V. F. (1929). Symbolae Sinicae. IV. Musci. — Chen P. Ch. a. P. Ch. Wu. (1965). The preliminary study of the *Bryophytes* of Mt. Hwangshan. Observationes ad Florulam Hwangschanicam. — Dixon H. N. (1933). Mosses of Hong-Kong with other Chinese Mosses. The Hong-Kong Naturalist, Supplement: 1—31. — Gangulee H. C. (1957). Mosses of Eastern India. I. *Eubryinales*, Series I. *Fissidentales*. Bull. Bot. Soc. Bengal, 11 : 59—84. — Herzog Th. (1926). Geographie der Moose. — Iwatsuki Z., A. J. Sharp. (1967).

Mosses of Yakushima Island, Southern Japan. Journ. Hatorri Bot. Lab., 30 : 277—314. — **Noguchi** A. (1951). A review of the *Leucodontineae* and *Neckerineae* of Japan, Loo Choo and Formosa, IV. Journ. Hattori Bot. Lab., 5 : 7—26. — **Noguchi** A. (1968). An introduction to muscology (17). Misc. Bryol. et. Lichen., 4 : 153—156. —
(1968). An introduction to muscology (17). Misc. Bryol. et Lichen., 4 : 153—156. — Agriensis, 3 : 459—495. — **Pócs** T. (1966). Contribution à la Bryoflore du Nord Vietnam. Rev. Bryol. et Lichén., 34 : 799—806. — **Pócs** T. (1968a). Troisième contribution à la Bryoflora du Nord Vietnam. Récoltes polonaises aux environs de Sapa. Fragm. Flor. et Geobot., 14 : 495—504. — **Pócs** T. (1968б). The genus *Porella* in Vietnam. Journ. Hattori Bot. Lab., 31. — **Pócs** T. (1969). A short survey of the *Bazzania* of North Viet-Nam. Journ. Hattori Bot. Lab., 32. — **Pócs** T., P. **Tixier**, S. **Jovet-Ast** Mme. (1967). Seconde contribution à la Bryoflore du Nord Vietnam. Bot. Közlem, 54 : 27—38. — **Tixier** P. (1966a). *Bryophytes* du Vietnam. Récoltes de A. Pételot et V. Demange du Nord Vietnam (Relictae Henryanae). Rev. Bryol. et Lichén., 34 : 127—181. — **Tixier** P. (1966б). Flore et végétation orophiles de l'Asie tropicale. Les Epiphytes du flanc méridional du Massif Sud Annamitique. — **Tixier** P. (1967). Bryophytae Indosinicae. A contribution to the knowledge of *Bryophytes* in western Indochina. The Dacca Univ. Studies Pt. B, 15 : 1—14.

Педагогический институт,
г. Эгер, Венгрия.

(Получено 7 VII 1969).

УДК 581.9 : 582.542.3 (471.31)

В. С. Новиков и Ю. Е. Алексеев

О СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ *CAREX DISTICHA* HUDS. В СРЕДНЕЙ РОССИИ

С 1 рисунком

V. S. NOVIKOV AND Yu. E. ALEXEYEV. ON THE NORTHERN LIMIT OF THE DISTRIBUTION OF *CAREX DISTICHA* HUDS. IN CENTRAL RUSSIA

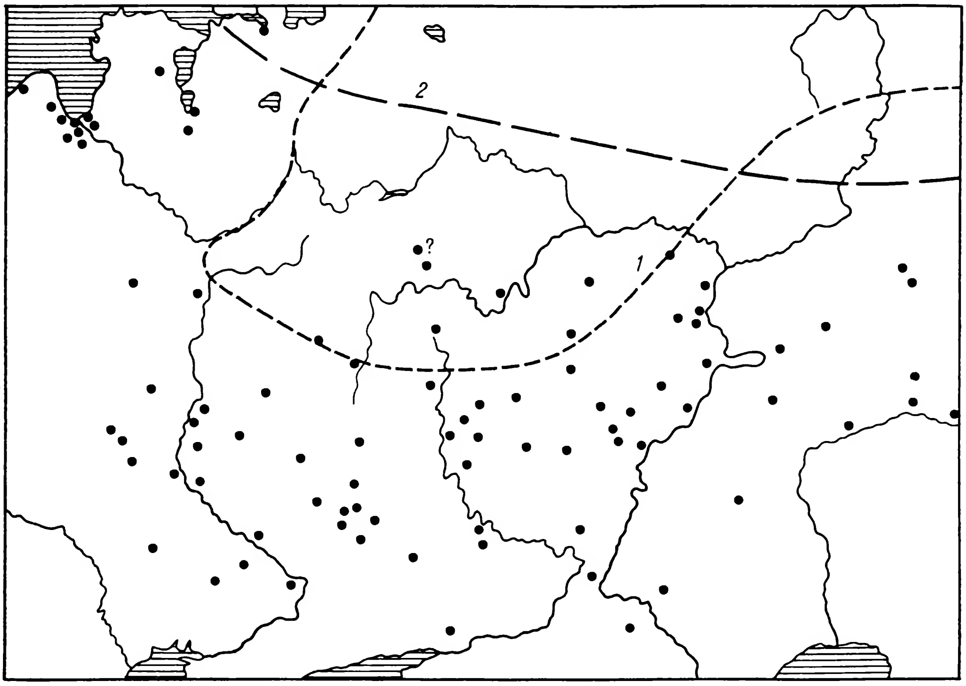
Приводятся данные о новых местонахождениях *Carex disticha* Huds. в центральных областях европейской части СССР. Предлагается новый вариант северной границы ареала этого вида.

Ареал *Carex disticha* Huds. довольно обширен. Он охватывает бóльшую часть Западной Европы (в основном между 45° и 61° с. ш.), восточные и северо-восточные районы Турции, Кавказ, южные районы Западной и Восточной Сибири (между 50° и 60° с. ш.), северные и северо-западные районы Казахстана (Кречетович, 1935, 1941; Hermann, 1956; Meusel и др., 1965; Егорова, 1966). В пределах европейской части СССР данный вид до сих пор приводился для Карельско-Лапландского (Вяз-остров на р. Свири), Ладожско-Ильменского, Волжско-Донского (юг), Нижне-Донского, Причерноморского (редко), Волжско-Камского, Заволжского и Нижне-Волжского (северная половина) районов «Флоры СССР» (Кречетович, 1935; Егорова, 1966).

Северная граница распространения *C. disticha* в средней полосе европейской части СССР была проведена в 1941 г. В. И. Кречетовичем приблизительно по 53° с. ш. Лишь на востоке, примерно от г. Тамбова, граница направлена круто на северо-восток к верховьям р. Камы (см. рисунок). В работе Мейзеля и др. (Meusel и др., 1965) эта граница в пределах центральных областей проведена много севернее, приблизительно по 58° с. ш. Последний вариант границы ареала *C. disticha* является неточным, не подкрепленным никакими фактическими данными. Вместе с тем находки этой осоки в центральных областях, произведенные позже, заставляют существенным образом пересмотреть и границу, проведенную Кречетовичем.

Прежде всего необходимо упомянуть о двух находках *C. disticha*, сделанных задолго до выхода в свет статьи Кречетовича (1941): в 1888 г. К. А. Космовским в бассейне р. Мокши (Пензенская обл.), между Наровчатами и Чердаками (гербарий Московского государственного университета — МГУ) и в 1919 г. Н. В. Павловым в Горьковской обл., бл. с. Оброчного бывш. Лукояновского у. (МГУ). Обе находки, по-видимому, остались неизвестны Кречетовичу, они лежат значительно севернее (особенно вторая) намеченной им границы ареала этого вида.

В 1949 г. А. К. Скворцов сообщил о находке *C. disticha* на Епифанском реликтовом болоте (Тульская обл.).[1] Новое местонахождение оказалось также севернее упомянутой выше границы Кречетовича. Вместе с тем это место произрастания *C. disticha*, расположенное сравнительно близко к границам Московской области, как бы подтверждало возможность нахождения этого вида в Московской области. *C. disticha* издавна указывалась для московской флоры — сначала Марциусом (Martius, 1817), а затем М. А. Максимовичем (1826) и И. Двигубским (1828). В гербарии МГУ хранится экземпляр *C. disticha*, собранный в пределах Московской губернии (без указания точного местонахождения) в первой половине XIX в. Гольдбахом. И все же подмеченная старыми авторами приуроченность этой осоки к степной полосе, где она растет по болотистым травянистым и засоленным местам, заставляла некоторых флористов сомневаться в нахождении ее под Москвой (Цингер, 1885).



Распространение *Carex disticha* Huds. в европейской части СССР.

1 — северная граница ареала по В. И. Кречетовичу (1941); *2* — северная граница ареала по Мейзелю и др. (Meusel и др., 1965).

Флористические исследования в центральных областях европейской части СССР позволили нам в последние годы установить два новых места произрастания *C. disticha.* В 1964 г. этот вид был найден в Московской области — в районе г. Бронницы, к северо-востоку от с. Большое Ивановское (Новиков, 1967), а затем, в 1968 г. — в Рязанской области — Окский гос. заповедник, близ кордонов Тышлово и Липовая гора в пойме р. Оки (Тихомиров и др., 1969).

Последовательность в установлении северной границы распространения *C. disticha* В. И. Кречетовичем, а затем новых находок вида в Тульской, Московской и Рязанской областях может навести на предположение о постепенном распространении этой осоки на север. Однако скорее всего новые находки *C. disticha* являются результатом недостаточной флористической изученности указанных областей: осока растет по крайней мере в Московской и Рязанской областях на естественных, почти не нарушенных участках растительности. Важно, что в Московской области рядом с *C. disticha* была найдена другая осока, являющаяся несомненно реликтом послеледникового времени, — *C. flacca* Schreb. (Новиков, Алексеев, 1966). По-видимому, речь должна идти не о современном расширении ареала *C. disticha*, а о вновь открытых местонахождениях этой осоки как следах некогда более широкого ее распространения. Вследствие высокой степени освоенности территории это растение уцелело лишь в отдельных немногочисленных пунктах.

---

[1] Находка не учтена ни в 8-м (1954), ни в 9-м (1964) изданиях «Флоры средней полосы европейской части СССР» П. Ф. Маевского.

Приведенная нами карта местонахождений *C. disticha* в европейской части СССР не дает полного представления о характере распределения вида внутри ареала, на ней не указаны некоторые местонахождения из Волгоградской, Саратовской и Оренбургской областей, недостаточно точно отмеченные на гербарных этикетках. Если учесть все имеющиеся данные, то распределение местонахождений определенно показывает тяготение ареала *C. disticha* к лесостепным районам Русской равнины. В Московской, Рязанской и Горьковской областях этот вид находится если не на крайнем северном пределе своего ареала, то близок к нему. Доказательством этому служат, на наш взгляд, не только спорадичность в распространении, но и крайнее непостоянство в прохождении фенофаз, резко сдвигающихся в зависимости от колебаний погодных условий. Цветение, например, может вовсе не наступить или запаздывает до конца июля—начала августа при нормальных сроках цветения в мае—июне (Новиков, 1968).

И в Московской, и в Рязанской областях *C. disticha* была найдена в районах распространения широколиственных или хвойно-широколиственных лесов, на пойменных, слабо заболоченных, заросших местами ивняком и березой лугах, на низинных болотных или аллювиально-торфянистых почвах с кислотностью 6.4—6.6. По всей видимости, распространение этой осоки в центре европейской части СССР определяется комплексом климатических и почвенных условий: продолжительностью безморозного периода, отсутствием резких перепадов температуры в период вегетации, богатыми почвами со щелочной или близкой к нейтральной реакцией. С другой стороны, судя по общему ареалу *C. disticha* в Европе, она исторически связана не только с лесостепными районами, но и с распространением широколиственных лесов, как бы оконтуривая с запада и юга районы темнохвойных лесов. Поэтому ориентировочно нам представляется, что северная граница распространения *C. disticha* в центральных областях европейской части СССР должна проходить следующим образом: от верховьев р. Волги, через Смоленскую область и северную половину Калужской, по северной границе района широколиственных лесов с елью (Смирнов, 1958) в пределах Московской области, по долине р. Оки до Волги. Заметим, что в пределах Смоленской, Калужской и Владимирской областей *C. disticha* до сих пор не была найдена: упоминая Владимирскую область, мы имеем в виду возможность нахождения этой осоки в долине р. Оки, особенно в местах значительного расширения поймы — например, в пределах Нижнеокской низменности, расположенной ниже г. Мурома.

ЛИТЕРАТУРА

Двигубский И. (1828). Московская флора, — Егорова Т. В. (1966). Осоки СССР. Виды подрода *Vigneae*. — Кречетович В. И. (1935). Род *Carex* L. Флора СССР, III. — Кречетович В. И. (1941). Ледниковые псевдореликты осок во флорах Кавказа и Средней Азии. Материалы по истории флоры и растительности СССР. I.— Максимович М. А. (1826). Список растений Московской флоры. — (Марциус) Martius. (1817). Prodromus Florae Mosquensis. — Новиков В. С. (1967). О двух интересных находках осок в бассейне р. Северки Московской области. Бюлл. МОИП, отд. биолог. LXXII, 4. — Новиков В. С. (1968). О некоторых редких осоках во флоре Московской области. Уч. зап. Московск. обл. пед. инст. им. Н. К. Крупской, CLXXXI, общая физическая география, 12. — Новиков В. С., Ю. Е. Алексеев. (1966). *Carex diversicolor* Crantz — новый вид во флоре Средней России. Бот. журн., 51, 6. — Скворцов А. К. (1949). О растительности реликтового торфяного болота близ г. Епифани. Бюлл. МОИП, отд. биолог., LIV, 4.—Смирнов П. А. (1958). Флора Приокско-Террасного государственного заповедника. Тр. Приокско-Террасного гос. заповедника, 2. — Тихомиров В. Н., Н. Н. Водолазская, В. С. Новиков, Н. Б. Октябрева. (1969). Новые виды флоры Рязанской области. Научные доклады высшей школы, биолог. науки, 9. — Цингер В. Я. (1885). Сборник сведений о флоре Средней России. Уч. зап. Московск. унив., отд. естеств.-историч., 6. — Hermann F. (1956). Flora von Nord- und Mitteleuropa. — Meusel H., E. Jäger u. E. Weinert. (1965). Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen flora. Karten.

Ботанический сад
Московского государственного университета
им. М. В. Ломоносова.

(Получено 23 XII 1969).

УДК 581.527.7 (471.43)

В. И. Матвеев

НОВОЕ ДЛЯ КУЙБЫШЕВСКОЙ ОБЛАСТИ АДВЕНТИВНОЕ РАСТЕНИЕ

V. I. MATVEYEV. AN ADVENTITOUS PLANT NEW FOR THE KUYBYSHEV REGION

Centaurea diffusa Lam. в пределах европейской части СССР встречается в Средне-Днепровском, Причерноморском, Нижне-Донском и южной части Волжско-Донского флористического района, а также в Крыму. Кроме того, местонахождения этого вида известны на Кавказе (Предкавказье, Дагестан, Западное Закавказье). Общее распространение охватывает Юго-Восточную Европу и Малую Азию (Сорные растения СССР, 1935).

C. diffusa встречается по степям, степным склонам, на мусорных местах, степных выгонах, у дорог, по железнодорожным насыпям, в посевах. В последнее время этот вид василька стал указываться как заносный для Московской, Белгородской, Воронежской, Калининской, Горьковской, Орловской, Тамбовской и Ульяновской областей (Маевский, 1964), а также для Молдавской ССР (Станков и Талиев, 1957). На территории Куйбышевской области *C. diffusa* был впервые отмечен в 1967 г. в окрестностях г. Куйбышева. Василек раскидистый образовывал значительные по площади заросли по обе стороны железнодорожного полотна на протяжении около 3 км. Отдельные особи достигали 60—67 см высоты, образуя жизненную форму «перекати-поле». 17 VI 1967 растения находились в стадии массового цветения, многочисленные мелкие корзинки несли цветки белого цвета.

Посещение этих же мест в последующие годы показало, что *C. diffusa* прекрасно акклиматизировался в условиях Куйбышевской области. Интересно отметить, что все местонахождения его связаны с железнодорожным полотном. В расположенных рядом огородах он совершенно отсутствует.

Ближайшее местонахождение *C. diffusa* известно из Ульяновской области (Маевский, 1964). По-видимому, дальнейшая тенденция этого растения к расселению в пределах европейской части СССР продолжает сохраняться.

ЛИТЕРАТУРА

Маевский П. Ф. (1964). Флора средней полосы европейской части СССР. — Сорные растения СССР. (1935). 4. — Станков С. С., В. И. Талиев. (1957). Определитель высших растений европейской части СССР. — Флора юго-востока европейской части СССР. (1936). 6.

Куйбышевский государственный désинститут.

(Получено 13 V 1970).

УДК 581.526.53 : 632.187 (519.3)

Ю. М. Мирошниченко

ВЛИЯНИЕ ВЫЖИГАНИЯ НА ТЫРСОВЫЕ *(STIPA DECIPIENS)* СТЕПИ В МОНГОЛЬСКОЙ НАРОДНОЙ РЕСПУБЛИКЕ

U. M. MIROSHNICHENKO. THE EFFECT OF BURNING ON *STIPA DECIPIENS* STEPPES IN MONGOLIAN PEOPLE'S REPUBLIC

Рассматривается влияние весеннего пала на тырсовые степи МНР. Весенний пал способствует сильному изменению весового участия большинства видов растений, значительному уменьшению продуктивности растительной массы.

В работе Л. Е. Родина (1946), посвященной изучению воздействия выжигания на злаково-полынные сообщества, приводится обзор литературных данных, касающихся выяснения влияния пожаров на растительность степей и пустынь. Е. М. Лавренко (1940), Л. Е. Родин (1946), И. В. Ларин (1956 и др.), разобрав специальную литературу, выделили основные возможные последствия влияния палов на степную растительность. Поэтому мы не будем давать литературный обзор о влиянии выжигания на степную растительность.

Выжигание растительности, преднамеренное или случайное, широко распространено в степях Забайкалья и северной части Монгольской Народной Республики. Однако изучению влияния пожаров на растительный покров в этих районах посвящено лишь несколько работ.

В Забайкалье наблюдение над палом и влиянием его на ковыльно-танацетовую (Tanacetum sibiricum+Stipa capillata) степь проводилось С. И. Даниловым (1936). Им отмечено, что участки, подвергающиеся ежегодно степным палам, сильно обедняются *Stipa capillata.* Ковыль-волосатик на пройденных палом участках имел более укороченные прикорневые листья, генеративные побеги отсутствовали. Вострец ложнопырейный *Aneurolepidium pseudoagropyrum*, осоки *Carex korshinskii*, *C. duriuscula* и пижма *Tanacetum sibiricum* не страдают или почти не страдают от палов. К растениям, на которые степные палы почти не действуют вследствие глубокого расположения корневой системы, относятся *Caragana microphylla* и *C. pygmaea.* Участие *Festuca lenensis*, *Koeleria gracilis* и мятликов *Poa botryoides*, *P. attenuata* и других в травостое понизилось, хотя после пала они цвели и плодоносили не слабее, чем на целинном участке. С. И. Данилов, отмечая положительные и отрицательные стороны вляния огня на степную растительность и его хозяйственное значение для животноводства, пишет, что трудно решить, что же выгоднее — применение пала или борьба с ним. Однако он склоняется к тому, что палы должны быть заменены в степях правильным пастбищеоборотом.

В Монгольской Народной Республике А. В. Калинина (1954) изучала влияние выжигания на травостой в горностепной зоне. После осеннего выжигания лапчатково-змеевково-тонконогово-мятликовой ассоциации (Poa botryoides+Koeleria glacilis+Cleistogenes squarrosa+Potentilla acaulis) она наблюдала, что в нормальный по увлажнению год пострадали лапчатка *Potentilla acaulis* и осочка *Carex duriuscula*, а в засушливый год у тырсы *Stipa decipiens* отсутствуют генеративные побеги, угнетается *Artemisia frigida* и не развиваются *Koeleria gracilis* и *Poa botryoides*, но *Cleistogenes squarrosa* и *Agropyrum cristatum* развиваются более или менее нормально.

При осеннем выжигании осокового заболоченного луга (с участием *Carex enervis*, *C. microglochin*, *C. curaica*, *C. coriophora* и др.) Калинина наблюдала более раннее весеннее развитие осокового травостоя на пожарищах и появление среди него злаков (*Agrostis mongholica*, *Alopecurus ventricosus*). Во второй половине лета травостой горевших ранее участков по густоте и высоте сравнялся с невыжженными.

Учитывая отсутствие наблюдений по влиянию выжигания растительности в степной зоне МНР, где палы бывают особенно часто, мы и поставили своей целью выяснить влияние весенних пожаров на видовой состав и урожайность тырсовых (*Stipa decipiens*) сообществ, занимающих наибольшие площади в степях.

Наблюдения над влиянием выжигания на видовой состав растительности и ее урожайность проводились нами в 1960 г. и весной 1961 г. в 170 км на юго-восток от Улан-Батора, между станциями Маниту и Чойреном, в центре Средне-Халхасского степного района (по районированию А. А. Юнатова, 1954 г.), в подзоне сухой степи (Мирошниченко, 1967), в тырсовых сообществах. Для изучения влияния выжигания в тырсовой степи были взяты на равнине два смежных участка по 200 м^2 с одинаковым исходным тырсовым сообществом. Оба участка (горелый и негорелый) находились в совершенно одинаковых условиях, их разделяла только проселочная дорога шириной в 2 м, послужившая препятствием для дальнейшего распространения пожара. Эти участки были изолированы после пала от последующего воздействия выпаса скота оградой.

На каждом участке закладывалось 10 укосных площадок по 1 м^2 каждая при скашивании основного травостоя 8 VI и 7 IX. На тех площадках, где первый укос основного травостоя проводился 8 VI, была определена 7 IX отава на негоревшем участке и на участке, подвергшемся палу. Все укосы разбирались по видам и взвешивались.

Проективное покрытие определялось на обоих участках методом линейного трансекта (по 10 пятиметровых отрезков) тщательным измерением проекции всех побегов и листьев, касавшихся рулетки, с точностью до 1 мм. Затем проводилось суммирование результатов измерений проекций крон и вычислялся процент проективного покрытия по каждому виду в отдельности. Сумма проекций крон всех видов растений принималась за 100%.

Пал был в последних числах апреля, когда вегетация растений едва только начиналась. Из-за скопления большого количества прошлогодней сухой ветоши пожар был очень интенсивный. Выгоревший участок степи (около 300 га) в первые недели после пала резко отличался от окружавших негоревших участков с серовато-белесой ветошью.

После пожара от растений остались только обугленные остатки, возвышавшиеся над поверхностью почвы на 1—3 см. Но уже через 1 месяц, в июне, участок, подвергшийся выжиганию 30 апреля, издали выделялся своей яркой зеленью. Однако травостой на пожарище, лишенный ветоши, был разреженный. Негорелый участок тырсовой степи имел блекло-серый цвет от сохранившейся прошлогодней ветоши, из-под которой пробивалась зелень.

Сухостепные тырсовые сообщества на площадках в 100 м^2 имеют 12—17 (25) видов растений. Их флористический состав по сравнению с монгольскими горностепными тырсовыми фитоценозами (28—35 видов), а также тырсовыми фитоценозами в настоящей степи (16—25 видов) наиболее обеднен. На изучавшемся целинном участке сухостепного тырсового фитоценоза насчитывалось 12 видов растений (табл. 1). Доминантом является тырса *Stipa decipiens*. Сообщество отличается монодоминантностью тырсы, о чем свидетельствует ее участие как по проективному покрытию (75% от общего покрытия), так и по весу (76.6% от общего веса) на 7 IX. Общее проективное покрытие в разгар вегетации (в июле) составляло 20%. В полукустарничково-травяном ярусе выражены три подъяруса: I подъярус (30—50 см) состоит из генеративных побегов тырсы и востреца; II подъярус (15—30 см) — из вегетативных побегов тырсы и востреца; III подъярус (4—15 см) — из змеевки и разнотравья.

Основной синузией является синузия плотнокрупнодерновинного злака позднелетнего цветения *Stipa decipiens*. Значительно меньшую роль играют синузии корневищных злаков (*Aneurolepidium pseudoagropyrum*) и многолетнего разнотравья. Значительное увеличение общей сухости в подзоне сухих степей проявляется в отсутствии или невыраженности

ТАБЛИЦА 1

Влияние выжигания на проективное покрытие и высоту растений в тырсовом *Stipa decipiens* сообществе. Описание 8 VI 1960

Вид	На целинном участке			На горелом участке		
	проективное покрытие (в %)	высота побегов (в см)	фенофаза	проективное покрытие (в %)	высота побегов (в см)	фенофаза
Кустарники						
Caragana microphylla	1	6	Вег.	+	4—5	Вег.
C. pygmaea	0.3	10	»	0.5	4	»
Полукустарнички						
Artemisia adamsii . . .	0.6	3—5	»	0.3	2—4	»
Злаки						
Aneurolepidium pseudoagropyrum	2	20/16	»	0.5	9—15	Вег.-кол.
Cleistogenes squarrosa	0.4	3	»	0.6	3	Вег.
Stipa decipiens	7	13—20	»	6	12—15	Вег.-кол.
Луки						
Allium anisopodium. . .	0.3	6—8	»	0.4	4—6	Вег.
Осоки						
Carex duriuscula	0.3	6	Цв.	0.3	5—7	Вег.-цв.
Травянистые многолетники						
Aster biennis.	1	3—5	Вег.	1	4—10	Вег.
Convolvulus ammanii . .	0.3	4—5	»	0.3	4—5	Вег.-бут.
Sibbaldianthe adpressa . .	0.2	3—4	»	0.1	3	Вег.
Одно-двулетники						
Artemisia scoparia . . .	0.1	1	»	—	—	—

Примечание. Фенологические фазы: вег. — вегетация, бут. — бутонизация, кол. — колошение, цв. — цветение, пл. — плодоношение. В графе «высота побегов» в числителе — генеративные побеги, в знаменателе — вегетативные.

синузии многолетнего разнотравья весеннего, раннелетнего и летнего цветения, чем монгольские сухостепные тырсовые сообщества отличаются от горностепных. Присутствие в изучавшемся фитоценозе востреца ложнопырейного и полыни Адамса обусловлено жизнедеятельностью полевки Брандта.

В табл. 1 приводится видовой состав на двух участках (горелом и негорелом). 8 VI общее проективное покрытие зеленых побегов в целинном негорелом травостое, определенное путем точного измерения проекций крон, составляло 13%, с ветошью — 30%, а на участке, подвергнувшемся палу, проективное покрытие зеленых побегов было 10%. Снижение общего проективного покрытия на выжженном участке произошло за счет востреца *Aneurolepidium pseudoagropyrum* (с 2 до 0.5%), тырсы *Stipa decipiens* (с 7 до 6%) и некоторых других растений (табл. 1). *Artemisia scoparia* после пожара не отросла. Высота побегов в негорелом травостое у большинства растений была несколько выше, чем на горелом участке. Особенно заметна разница в росте и развитии побегов востреца, осочки *Carex duriuscula* и *Sibbaldianthe adpressa*, т. е. у тех, которые раньше и быстрее начинают весеннее отрастание. Пожар, наоборот, оказал меньшее влияние или не оказал почти никакого влияния на те растения, которые в начале вегетации отрастают позже (тырса, змеевка, *Aster biennis*, *Artemisia adamsii*). Плотный слой чешуй и волокон и к тому же позднее весеннее отрастание побегов предохраняют их от ожогов во время пожаров. О лучшем состоянии названных растений после пожара свидетельствует и весовое участие отдельных видов (в процентах от общего веса, принятого за 100%, табл. 2). Сравнение двух степных участков, негоревшего (негорелый) и горевшего участка (горелый), показывает, что немного более чем через месяц после пожара, 8 VI, доля тырсы возросла с 38.9 на негорелом участке до 67.4% на горелом участке, астры, соответственно, с 5.5 до 7.2%, вьюнка *Convolvulus ammanii* — с 1.9 до 3.1%, участие полыни *Artemisia adamsii* изменилось незначительно — с 6.5 до 7.9% на горевшем участке.

Доля змеевки *Cleistogenes squarrosa* на обоих участках сохранилась к 8 VI одинаковой. Очень резко изменилось весовое участие вострeца, которое сильно упало, с 31.2% на негоревшем участке до 3.9% на горевшем. Объясняется это тем, что у *Stipa decipiens* и *Cleistogenes squarrosa* в конце апреля, когда произошло выжигание растительности, новые зеленые побеги отросли лишь у небольшой части особей. Высота этих новых побегов у змеевки и тырсы не превышала 0.2—0.5 см. В это же

ТАБЛИЦА 2

Влияние выжигания на весовое участие растений (в процентах от общего урожая зеленой массы в воздушно-сухом состоянии) в тырсовом (*Stipa decipiens*) сообществе

Вид	Сроки укосов					
	1-й укос 8 VI		отава 7 IX после укоса 8 VI		2-й укос 7 IX	
	негорелый участок	горевший участок	негорелый участок	горевший участок	негорелый участок	горевший участок
Кустарники						
Caragana microphylla .	+	+	+	+	+	+
C. pygmaea	5.1	—	0.2	0.1	1.6	1.7
Полукустарнички						
Artemisia adamsii	7.9	6.5	11.3	16.1	6.6	12.1
Злаки						
Aneurolepidium pseudoagropyrum	31.2	3.9	17.9	0.5	8.9	7.4
Cleistogenes squarrosa . . .	3.6	3.6	1.7	6.0	1.4	7.4
Stipa decipiens	38.9	67.4	40.4	43.0	76.6	45.5
Луки						
Allium anisopodium	4.0	5.5	—	—	—	—
Осоки						
Carex duriuscula	1.3	1.4	—	—	—	—
Травянистые многолетники						
Aster biennis	5.5	7.2	15.3	32.0	4.5	23.1
Convolvulus ammanii . . .	1.9	3.7	0.1	0.2	—	+
Sibbaldianthe adpressa . . .	0.6	0.8	13.0	2.3	0.4	2.3
Одно-двулетники						
Artemisia scoparia	—	0.1	0.1	—	—	—
Итого (в %) . . .	100	100	100	100	100	100
Урожай (в ц/га) . .	2.23	1.68	5.63	3.71	6.07	4.54

время зеленые побеги у *Aneurolepidium pseudoagropyrum* достигали в высоту 1—5 см, они были развиты почти у всех особей и оказывались не защищенными от огня.

Одревесневшие побеги кустарников *Caragana microphylla* и *C. pygmaea* при выжигании сильно обгорели. Однако к 8 VI у обоих караган отросли от корневищ молодые бледно-зеленые побеги.

7 IX было произведено определение урожая отавы на этих же площадках на горелом участке (после пожара 30 IV и укоса 8 VI). Весовое участие отавы востреца оказалось крайне незначительным: на горелом участке отава востреца составляла 0.5 против 17.9% в негоревшем травостое (табл. 2). То же у сиббальдиецвета, вида с весенним цветением, — весовое участие отавы на негоревшем участке составляло 13.0 на горевшем — 2.3%. У растений с позднелетним цветением, наоборот, весовое участие отавы на горелом участке было больше, чем на негоревшем. Наименьшее повышение весового участия отавы на горевшем участке было у тырсы, — только на 2.6% больше, чем в нетронутом травостое. У других же растений роль отавы на горелом участке значительно возрастает. Так, весовое участие полыни Адамса увеличилось с 11.3% на негоревшем участке до 16.1% на горевшем, у астры двулетней соответственно — с 15.3 до 32.0%, у змеевки растопыренной — с 1.7 до 6.0%.

При определении 7 IX урожая травостоя некосимого в начале лета на тех же самых участках, горелом и негорелом, соотношение между участием видов к концу вегетации складывается иное (табл. 2). В негоревшем травостое на долю тырсы приходилось 76.6% от общего веса, а на пожарище — 45.5%, т. е. выжигание подействовало на тырсу угнетающе. Побеги тырсы на горевшем участке имели меньшую высоту (генеративные побеги — 30—50 см, вегетативные — 15—20 см), чем на негоревшем участке (соответственно от 40—60 до 70—80 см и 15—20 см). Весовое участие побегов востреца 7 IX на горевшем и негоревшем участках было примерно одинаковым (7.4 и 8.9% соответственно), хотя на горевшем участке и несколько меньшим. Весовое участие некоторых растений с позднелетним цветением на горевшем участке было значительно большим, чем на негоревшем. Так, весовое участие полыни Адамса увеличилось с 6.6% в негоревшем травостое до 12.1% на горелом участке, у змеевки растопыренной — соответственно с 1.4 до 7.4%. Значительное увеличение после пала весового участия таких растений, как *Cleistogenes squarrosa*, *Artemisia adamsii*, *Aster biennis* и *Sibbaldianthe adpressa* указывает на то, что они не пострадали от ожогов и лучше развиваются в разреженном травостое после пожара, чем в более густом негорелом травостое. Лучшее развитие перечисленных растений наблюдается также в разреженном травостое и на сбое при сильной пастбищной нагрузке.[1]

В первый год после выгорания происходит снижение веса злаков на горевшем участке на 26.6% по сравнению с негорелым травостоем. Доля злаков в негорелом травостое составляла 86.9% от общего веса, а на горелом участке — 60.3%. Зато после выжигания в травостое резко возрастает роль двудольных растений, до 39.7% от общего веса в сравнении с 13.1% на негоревшем участке.

В тырсовой степи под влиянием весеннего выжигания происходят изменения не только в структуре травостоя за счет соотношения весового

---

[1] Вопреки существовавшему мнению, что пастбищная дигрессия в горностепной и степной зонах МНР не получила широкого распространения (Юнатов, 1950 г.), нами отмечалось (Мирошниченко, 1959, 1964, 1965, 1967), что здесь смены растительности под влиянием выпаса происходят на значительных площадях. В степной зоне при усилении пастбищной дигрессии коренная растительность с преобладанием *Stipa decipiens* изреживается, травостой становится более низкорослым и *Cleistogenes squarrosa*, не встречая конкуренции, получает возможность лучше разрастаться. Она увеличивает свое обилие, становясь доминантом производных змеевковых сообществ при участии *Carex duriuscula, Artemisia adamsii, Aster biennis*, *Potentilla acaulis*, *Sibbaldianthe adpressa* и других дигрессионных растений.

ТАБЛИЦА 3

Влияние выжигания на урожай в тырсовом (*Stipa decipiens*) сообществе (в ц/га в воздушно-сухом состоянии)

Сроки укосов	Зелень (в ц/га)	Ветошь (в ц/га)	Всего	
			(в ц/га)	(в процентах ко всему запасу на негорелом участке)
I. Основной укос 8 VI 1960				
а) негорелый участок	2.23	5.92	8.15	100.0
б) горелый участок	1.68	0.10	1.69	20.7
Отава 7 IX (после основного укоса 8 VI)				
а) негорелый участок	5.63	2.28	7.91	100.0
б) горелый участок	3.71	0	3.71	47.0
II. Основной укос 7 IX 1960				
а) негорелый участок	6.07	3.75	9.82	100.0
б) горелый участок	4.54	0	4.54	46.3
Укос 25 IV 1961				
а) негорелый участок	0	6.65	6.65	100.0
б) горелый участок	0	2.95	2.95	44.4

участия отдельных видов растений и групп растений, но и общего урожая растительной массы, который, как показывают данные табл. 3, в целом понижается после весеннего пала.

После весеннего выжигания сохраняется тот же самый флористический состав тырсовых степей МНР, но резко уменьшается урожай надземной растительной массы. Отрицательное влияние весенних пожаров на растительность зависит от того, на какой стадии развития находятся растения. Если весенний пожар имеет место в начале отрастания побегов, то сила его вредного воздействия на урожай зеленой массы текущего года будет значительно большей, чем в период покоя растений.

Округляя основные цифры табл. 2, мы приходим к следующим итогам. Выжигание тырсовой степи в конце апреля снижает прирост зеленой массы в текущем году на 25%, изменяет соотношение разных видов растений. В конце вегетации весовое участие тырсы на негорелом участке составляло 77%, на горевшем — 45%, востреца — соответственно 9 и 7%, полыни Адамса — 7 и 12%, астры двулетней — 5 и 23%, змеевки — 1 и 7%. Урожай отавы на горелом участке снижается на 34% по сравнению с негоревшим участком. В отаве в начале осени участие полыни Адамса на негоревшем участке было 11%, на горевшем 16%, астры — 15 и 32%, змеевки — 2 и 6%, тырсы — 40 и 43%, востреца — 18 и 0.5%, сиббальдиецвета — 13 и 2%.

Отрицательное воздействие пожара на растительность, сопровождавшееся изменением весового соотношения отдельных видов и групп растений и снижением текущего прироста, проявляется при выжигании в период весеннего отрастания побегов. В этот период образования и роста молодых побегов растения сильно страдают от ожогов. Угнетенность востреца и сиббальдиецвета, т. е. тех видов, которые весной отрастают раньше, объясняется именно ожогом их молодых побегов.

Частые пожары в сухостепных тырсовых сообществах приводят к тому, что мелкозем выносится ветром, достигающим весной большой силы, а на поверхности почвы скапливаются дресва и щебень. Степные пожары в МНР возникают преимущественно весной, в основном в апреле, когда прошлогодняя ветошь становится очень сухой. В отличие от причерноморских и казахстанских сухих степей СССР летом пожары в степях Монголии не возникают благодаря наличию значительного количества сочной зелени, при отсутствии у растений периода летнего покоя. Осенью, обычно сухой, пожары случаются, но реже, чем весной.

Отрицательное влияние осенних пожаров на последующий урожай зеленой массы не столь значительно по сравнению с весенним выжиганием. Однако осеннее выжигание исключает возможность использования пастбищ в осенне-зимне-ранневесенний период, на что обращали внимание Ф. Я. Левина (1936,[1] 1953), С. И. Данилов (1936), А. В. Калинина (1954) и другие исследователи.

ЛИТЕРАТУРА

Данилов С. И. (1936). Пал в Забайкальских степях и его влияние на растительность. Вестн. ДВФАН, 21. — Калинина А. В. (1954). Стационарные исследования пастбищ Монгольской Народной Республики. Тр. Монгольск. комисс., 60.— Лавренко Е. М. (1940). Степи СССР. Растительность СССР, II. — Ларин И. В. (1956). Луговодство и пастбищное хозяйство. — Левина Ф. Я. (1953). К биологии возобновления полыней и других ксерофильных полукустарничков. Бот. журн., 38, 6. — Мирошниченко Ю. М. (1959). Рациональное использование сенокосов в Хэнтейском аймаке. Ходоо аж ахуй, 1 (на монгольск. языке). — Мирошниченко Ю. М. (1964). О вегетативном размножении полыни *Artemisia frigida* Willd. в МНР. Бот. журн., 49, 11. — Мирошниченко Ю. М. (1965). О распространении *Artemisia frigida* в МНР. Бот. журн., 50, 3. — Мирошниченко Ю. М. (1967). Динамика степной и пустынной растительности в центральной части МНР. Автореф. диссерт. — Родин Л. Е. (1946). Выжигание растительности как прием улучшения злаково-полынных пастбищ. Сов. бот., XIV, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 13 V 1970).

УДК 632.51 (471.11)

Е. В. Шлякова

О ЗАСОРЕННОСТИ ПОСЕВОВ МЕЗЕНСКОГО РАЙОНА АРХАНГЕЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ

С 1 рисунком

E. V. SHLIAKOVA. ON THE WEED-INFESTATION OF FIELDS IN THE MEZENJ DISTRICT OF THE ARCHANGELSK REGION

В статье освещается состояние засоренности посевов различных культур близ северного предела земледелия — в Мезенском районе Архангельской области. Сравнивается видовой состав и распространение сорной флоры района в настоящее время и в конце 30-х годов (1938 г.), когда проводилось обследование посевов района А. И. Толмачевым.

Бóльшая часть территории Мезенского района лежит в пределах северной части подзоны северной тайги. Климатические условия довольно суровы: продолжительность периода со средними суточными температурами выше 10°, т. е. периода активной вегетации, составляет 75—80 дней (Рагозин и др., 1960). Сумма положительных температур равняется 900—990°. Заморозки возможны в любом из летних месяцев.

Мезенский район — сравнительно старый земледельческий район. Первые поселенцы появились здесь более 400 лет назад. Население занималось хлебопашеством и рыбными промыслами. Из культурных растений в основном возделывались ячмень и картофель, даже в 30-х годах нашего столетия под посевы ячменя отводили до 55% посевной площади (Толмачев, 1940). В последние годы главным направлением сельского хозяйства района является мясное и молочное животноводство. В связи с этим основные пахотные площади занимаются горохово-овсяными и горохово-ячменными смесями.

---

[1] Рукопись цитирую по указанной публикации Л. Е. Родина (1946).

Сорно-полевую растительность Мезенского района обследовал А. А. Корчагин в 1929 и в 1932 гг. Он посетил дер. Сафоново и выселок Бурдуй на р. Пезе — притоке р. Мезени. В конце 30-х годов в районе работал А. И. Толмачев. Им обследованы посевы деревень Жерди, Лампожни, Заакакурья и г. Мезени.

С целью изучения изменений видового состава сорнополевой растительности за последние 30 лет нами в 1968 г. была предпринята поездка в Мезенский район. Мы обследовали посевы колхоза «Север» (дер. Долгощелье), находящиеся у устья р. Кулой, по которой в дальние времена шел торговый путь к полярным окраинам. Мы посетили также посевы отделения совхоза «Мезенский», расположенные несколько южнее Долгощелья. Для выяснения влияния ежегодного затопления в период половодья на видовой состав полевых сорняков мы избрали посевы дер. Лампожни, а в качестве контроля к ним — посевы дер. Заакакурье, расположенные на коренном берегу р. Мезени. Посевы с. Дорогорского находятся значительно южнее г. Мезени. На большом расстоянии на юго-восток от районного центра расположены посевы деревень Сафоново и Бычье. Кроме того, для сравнения мы обследовали посевы картофеля в с. Лешуконском, находящемся на р. Мезени к югу от Мезенского района (см. рисунок).

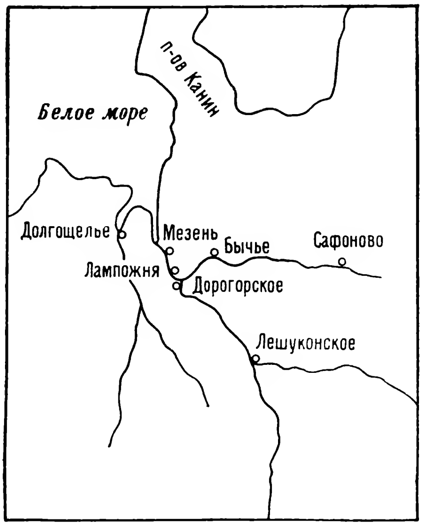


Схема расположения хозяйств, обследованных автором в Мезенском районе в 1968 г. на засоренность полей.

При работе нами была использована методика количественного учета сорных растений, разработанная А. И. Мальцевым (1909). Всего обследовано 24 участка горохово-овсяной смеси, ячменя, картофеля, клеверо-тимофеечной смеси и капусты. Произведен подсчет сорных растений на 135 площадках в 1 кв. м.

Результаты исследования засоренности посевов приведены ниже в таблицах.

Как видно из табл. 1, основными засорителями горохово-овсяной смеси являются *Stellaria media*,[1] *Spergula sativa*, *Thlaspi arvense*, *Galeopsis speciosa*, *Brassica campestris*, *Chenopodium viride*. На 1 кв. м эти виды встречались в количестве: *Stellaria media* — 300 растений, *Spergula sativa* — 170, *Thlaspi arvense* — 167, *Galeopsis speciosa* — 150, *Brassica campestris* — 103, *Chenopodium viride* — 21 растение. *Carduus crispus* в большом количестве произрастает только в посевах горохово-овсяной смеси в с. Долгощелье — самом северном из обследованных нами пунктов. Часто, но в небольшом количестве, встречаются в посевах *Silene cucubalus*, *Sonchus arvensis*. *Viola arvensis* и *Lamium amplexicaule* найдены только в с. Дорогорском и южнее его. Один раз отмечены в посевах *Erysimum cheiranthoides* (растение до 10 см выс.) и *Agropyron repens*.

Приводим видовой состав сорняков посевов ячменя в двух населенных пунктах — Сафоново и Бычье. Они расположены на разных участках р. Пезы. Видовой состав основных засорителей в них различен. Если

---

[1] Авторы названий приводятся при первом упоминании вида в таблицах.

ТАБЛИЦА 1

Засоренность посевов горохово-овсяной смеси в Мезенском районе (обилие по 4-балльной шкале)

Вид	Долгощелье	Мезень	Лампожня	Заакурье	Дорогорское	Сафоново
Equisetum arvense L.	—	—	1	—	—	—
Poa annua L.	—	—	1	—	—	—
Avena septentrionalis Malz.	—	—	—	1	3	1
Agropyron repens (L.) Beauv.	—	—	—	1	—	—
Polygonum convolvulus L.	—	—	1	—	—	2
Chenopodium viride L.	—	1	2	4	3	1
Stellaria media (L.) Cyr.	4	4	4	4	4	3
Spergula sativa Boenn.	1	4	1	2, 4	3	2
Silene cucubalus Wib.	1	1	1	—	—	1
Cerastium triviale (Link) Jalas	—	—	—	—	—	1
Thlaspi arvense L.	2	3	2	3	2	4
Brassica campestris L.	3	2	3	4	3	4
Raphanus raphanistrum L.	1	2	1	1	—	1
Erysimum cheiranthoides L.	—	1	—	—	—	—
Capsella bursa-pastoris Med.	—	—	—	—	4	—
Potentilla anserina L.	—	—	1	—	1	—
Trifolium repens L.	—	—	1	—	—	—
Viola arvensis Murr.	—	—	—	—	1	—
Chaerophyllum prescottii DC.	1	1	—	—	1	1
Conioselinum vaginatum DC.	1	—	—	—	—	—
Myosotis arvensis Hill	1	1	1	1	1	1
Galeopsis speciosa Mill.	4	3	4	3	3	3
G. bifida Boenn.	1	1	1	—	1	1
Lamium amplexicaule L.	—	—	—	—	1	—
Plantago major L.	—	—	—	—	—	1
Galium aparine L.	—	—	—	—	1	—
Tripleurospermum inodorum (L.) Sch. Bip.	—	—	—	—	1	—
Tussilago farfara L.	—	—	—	—	—	1
Carduus crispus L.	3	—	—	—	1	—
Sonchus arvensis L.	1, 3	—	1	1	2	2
Crepis tectorum L.	—	1	—	—	—	1

в дер. Сафоново наибольшее засорение дают *Stellaria media*, *Thlaspi arvense*, *Galeopsis speciosa*, *Sonchus arvensis*, *Brassica campestris*, то в дер. Бычье — *Chenopodium viride*, *Stellaria media*, *Brassica campestris*, *Galeopsis speciosa*. В дер. Сафоново, расположенной восточнее, отсутствует *Lamium amplexicaule*. *Carduus crispus* и *Cirsium setosum* произрастают около посевов, но в посевах не встречаются.

Вид	Сафоново	Бычье
Equisetum arvense	1	—
Polygonum convolvulus	1	—
Chenopodium viride	—	3
Stellaria media	3	3
Spergula sativa	2	—
Silene cucubalus	1	—
Brassica campestris	3	2
Thlaspi arvense	4	—
Trifolium repens	—	2
Galeopsis speciosa	2	4
Lamium amplexicaule	—	1
Tripleurospermum inodorum	—	1
Crepis tectorum	—	2
Sonchus arvensis	4	2
Carduus crispus	—	2

В посевах ячменя на 1 кв. м может произрастать до 233 растений *Caleopsis speciosa*, 59 — *Thlaspi arvense*, 50 — *Sonchus arvensis* и 18 — *Chenopodium viride*.

При сравнении наших данных с данными А. А. Корчагина (1938) видим, что в посевах ячменя в дер. Сафоново теперь не отмечены *Achillea* *millefolium*, *Ranunculus repens*, *Heracleum sibiricum*, *Chamaenerion angustifolium*, *Urtica dioica*. В большинстве это аборигенные виды и за 30-летний период окультуривания пахотных площадей они исчезли из посевов. Но в них появились *Silene cucubalus*, *Spergula sativa*, *Galeopsis speciosa*, *Polygonum convolvulus*, *Equisetum arvense*.

Участие отдельных видов в засоренности посевов клеверо-тимофеечной смеси в дер. Лампожне видно из следующего сопоставления их обилия:

Вид	Обилие
Apera spica-venti (L.) Beauv.	2
Rumex longifolius DC.	1
Stellaria media	1
Silene cucubalus	1
Rhinanthus vernalis (Zing.) Schischk. et Serg.	1
Sonchus arvensis	2

Произрастание *Apera spica-venti* в посевах клеверо-тимофеечной смеси в дер. Лампожне, видимо, может свидетельствовать о биологических возможностях вида к расширению ареала. А. И. Толмачевым этот вид указывается для посевов озимой ржи более чем на 100 км южнее. На пашнях, пущенных под залужение, в дер. Лампожне произрастает *Rhinanthus vernalis*, который образует здесь огромные заросли. Ранее этот вид для района не отмечался (Толмачев, 1940).

ТАБЛИЦА 2

Засоренность посевов картофеля в Мезенском районе и в с. Лешуконском

Вид	Мезень	Лампожня	Заакакурье	Дорогорское	Сафоново	Лешуконское
	обилие					
Equisetum arvense	—	—	—	1	—	—
Poa compressa L.	—	—	—	1	—	—
Avena septentrionalis	—	—	—	1	—	—
Agropyron repens	—	—	—	1	—	—
Polygonum convolvulus	1	—	—	—	1	1
P. lapathifolium L.	—	—	—	—	—	1
Chenopodium viride	—	1	2	—	—	1
Stellaria media	3	3	2	4	4	2
Spergula sativa	1	1	2	3	—	—
Fumaria officinalis L.	1	—	—	—	—	1
Brassica campestris	2	4	1	3	4	2
Thlaspi arvense	4	2	4	2	2	2
Myosotis arvensis	—	—	—	—	—	1
Galeopsis bifida	—	1	1	—	—	1
G. speciosa	3	2	2	2	3	2
Lamium amplexicaule	1	1	—	1	—	1
Galium aparine	1	—	—	2	—	2
Tussilago farfara	—	—	—	—	1	—
Sonchus arvensis	—	—	—	3	3	2
Cirsium setosum M. B.	—	—	—	1	—	1
Matricaria matricarioides (Less.) Porter.	—	—	—	3	—	—

Из табл. 2 видно, что в посевах картофеля в Мезенском районе и в с. Лешуконском зарегистрирован 21 вид сорных растений. Из них основными засорителями являются 4 вида: *Stellaria media* (163 растения на 1 кв. м), *Brassica campestris* (143), *Thlaspi arvense* (77), *Sonchus arvensis, Galeopsis speciosa* (50 растений). На старом окультуренном участке в с. Дорогорском в большом количестве произрастает *Avena septentrionalis* (15 растений на 1 кв. м). Следует отметить, что *Fumaria officinalis* и *Lamium amplexicaule* в посевах картофеля в окрестностях г. Мезени были в вегетативном состоянии и достигали высоты всего лишь 5—7 см, тогда как в с. Лешуконском они обильно цвели и высота их превышала 30 см.

Cirsium setosum встречается в посевах картофеля только в с. Дорогорском и южнее.

Значительных различий в видовом составе основных засорителей посевов картофеля и горохово-овсяной смеси нами не отмечено. Даже в с. Дорогорском в посевах картофеля, как и в посевах горохово-овсяной смеси, как пережиток бессменного выращивания ячменя произрастает *Avena septentrionalis*. В отличие от посевов картофеля и горохово-овсяной смеси посевы клеверо-тимофеечной смеси были чистыми. Это позволяет предполагать, что такие посевы займут должное место в системе мероприятий по борьбе с засоренностью полей.

Зарегистрированные в посевах Мезенского района и с. Лешуконского 40 видов сорных растений распределяются по отдельным хозяйствам следующим образом:

Населенный пункт	Вико-овсяная смесь	Картофель
Долгощелье	10	—
Мезень	12	14
Лампожня	15	7
Заакакурье	13	7
Дорогорское	15	14
Сафоново	18	19
Лешуконское	—	14

Наиболее злостными сорняками посевов в районе являются однолетние антропохоры *Stellaria media*, *Brassica campestris*, *Galeopsis speciosa*, *Spergula sativa*, *Thlaspi arvense*, *Avena septentrionalis* и корнеотпрысковый многолетник *Sonchus arvensis*. В почве, по-видимому, имеется большой запас зачатков этих растений. Так, в посевах картофеля (после прополки) на площадях в 100 кв. м нами подсчитано 192 всхода *Brassica campestris*, 105 всходов *Stellaria media*, 191 всход *Spergula sativa*. Поэтому одной из первоочередных задач является не только уничтожение сорных растений, но и очищение почвы от их зачатков.

Аборигенные виды *Tussilago farfara*, *Equisetum arvense*, *Silene cucubalus*, *Conioselinum vaginatum* играют незначительную роль в засорении посевов; более часто в посевах встречается *Silene cucubalus*.

Рудеральные растения (например, *Matricaria matricarioides*) не играют существенной роли в засорении посевов. В группу рудеральных иногда могут быть отнесены и типичные сегетальные растения на пределе их распространения. Так, на севере Мезенского района *Crepis tectorum*, *Cirsium setosum* в обилии произрастают около посевов, а в посевах или вообще не встречаются, или встречаются единично.

Сравнивая наши данные с результатами обследования посевов Мезенского района А. И. Толмачевым (1940), отмечаем, что по-прежнему в большом количестве в посевах Мезенского раойна произрастают 6 видов однолетников: *Stellaria media*, *Brassica campestris*, *Spergula sativa*, *Thlaspi arvense*, *Galeopsis speciosa*, *Avena septentrionalis* и корнеотпрысковый многолетник *Sonchus arvensis*. Почва засорена зачатками этих растений. За 30-летний период под влиянием агротехнических приемов снизилась роль в засорении посевов *Agropyron repens*, *Chaerophyllum prescottii*, *Galeopsis bifida*. *Chaerophyllum prescottii* встречается часто только в посевах ячменя, находящихся в личном пользовании населения, где ячмень выращивается бессменно. *Galium aparine* отмечен нами только в с. Дорогорском и южнее, а также единично на частном огороде в с. Долгощелье, на севере Мезенского района.

Нами не встречены *Centaurea cyanus*, *Bromus arvensis* и *B. secalinus*, *Agrostis alba* и *Sedum purpureum*, по-видимому, в связи с тем, что озимая рожь в настоящее время не возделывается в Мезенском районе.

Ни в посевах, ни около посевов нами не отмечены *Stachys palustris*, *Mentha arvensis* L., *Galeopsis ladanum* L., *Melilotus officinalis* L., указанные ранее для Мезени и с. Лешуконского. Исчезли из посевов и некоторые аборигенные виды, а роль аборигенов, засоряющих посевы, в настоящее время незначительна.

Из двух видов *Galeopsis* наибольшее распространение имеет *G. speciosa*; *G. bifida* встречается в посевах часто, но единично. *Avena septentrionalis* по-прежнему встречается в довольно большом количестве южнее г. Мезени, севернее же встречается единично. Не продвинулся на север и *Cirsium setosum.* Севернее с. Дорогорского он произрастает как рудеральное растение. По-видимому, климатические условия этой части района неблагоприятны для размножения вида. Расширилось распространение в пределах района *Myosotis arvensis*, *Viola arvensis*, *Lamium amplexicaule*; на севере они плодоносят, видимо, только в наиболее благоприятные годы.

Новые виды сегетальных растений за последние 30 лет в районе не натурализовались.

ЛИТЕРАТУРА

Корчагин А. А. (1938). Материалы по сорной растительности Замезенья. Тр. Сев. базы АН СССР, 3. — Мальцев А. И. (1909). Элементы сорной растительности на полях Петербургской губернии. Тр. бюро прикл. бот., II, 2. — Рагозин В. В., Л. К. Скинтей, Л. Ф. Скинтей, З. Д. Терехов. (1960). Сельскохозяйственное районирование Архангельской области. — Толмачев А. И. (1938). Сорнополевые травы Архангельской области и борьба с ними. — Толмачев А. И. (1940). К познанию сорно-полевой растительности бассейна р. Мезени. Тр. Сев. базы АН СССР, 4.

Всесоюзный институт
растениеводства
им. Н. И. Вавилова,
Ленинград.

(Получено 14 I 1970).

УДК 582.5/.9 : 576.312.37 (571.651)

П. Г. Жукова и А. Д. Тихонова

ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ ЧУКОТКИ. 1

С 1 рисунком.

P. G. ZHUKOVA AND A. D. TIKHONOVA. CHROMOSOME NUMBERS OF CERTAIN PLANT SPECIES INDIGENOUS TO THE CHUKOTSKIY PROVINCE

В лаборатории Крайнего Севера Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР продолжаются работы по исследованию хромосомных чисел растений Советской Арктики. В настоящее время значительное количество данных по хромосомным числам отдельных видов получено для растений Чукотки. Среди публикуемых ниже данных о 128 видах растений большой процент составляют повторные определения, проведенные с целью выявления кариологической дифференциации в пределах отдельных видов. В ряде случаев такие определения проведены для уточнения хромосомных чисел. Приводятся новые данные о хромосомных числах 16 видов и помещаются рисунки хромосом для 25 редких, эндемичных и малоизученных видов.

В 1957 г. сотрудниками лаборатории Крайнего Севера Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИНа) были начаты исследования флоры, растительности и биологии растений беринговского побережья Чукотского полуострова (Тихомиров, 1957; Тихомиров и Гаврилюк, 1966).

После некоторого перерыва эти работы были возобновлены и охватили обширнейший естественногеографический район, простирающийся от низовий Колымы до Берингова пролива (Юрцев, 1967). Наряду с интенсивным изучением флоры и параллельно с флористическими сборами в течение последних лет проводились сбор и обработка материалов по кариологии видов флоры Чукотки. Частично результаты кариологического изучения растений отражены в серии предшествующих публикаций (Жукова, 1965, 1966, 1967, 1968, 1969; Юрцев и Жукова, 1968).

Как уже отмечалось в этих публикациях, сбор материалов для кариологических исследований проводился и проводится коллективными усилиями ряда сотрудников. Поскольку эти исследования имеют целью способствовать углубленному изучению как флоры района в целом, так и отдельных критических с точки зрения систематики групп, выполнение этих задач возможно лишь при сотрудничестве цитологов с флористами и систематиками. Бо́льшая часть образцов, для которых ниже в таблице приводятся определения хромосомных чисел, собрана в летние сезоны 1968 и 1969 гг. В юго-западной части Анадырского нагорья (система р. Белой—бассейн р. Комариной, левого притока р. Юрумкувеем) и в окрестностях г. Певека материал фиксировался В. В. Петровским. На о. Колючин и в бассейне р. Ионивеем фиксировала и собирала растения Т. В. Плиева. В Анюйском нагорье, на о. Айон, в окрестностях оз. Эльгыгытгын, в нескольких пунктах Чаунской низменности, а также в ряде точек берингговского побережья Чукотки сборы проведены аспирантом БИНа А. А. Коробковым. Часть образцов собрана в 1965—1966 гг. П. Г. Жуковой в разных пунктах Чукотского нагорья и Чаунской низменности. Для определения числа хромосом у некоторых видов проращивались семена, выделенные из гербарных образцов, собранных на Чукотке в последние годы. Идентификация гербарных образцов и образцов растений, у которых фиксировались корни, проведена Б. А. Юрцевым, В. В. Петровским и А. А. Коробковым. Пользуемся случаем выразить свою глубокую признательность за дружескую помощь и сотрудничество нашим коллегам — А. А. Коробкову, В. В. Петровскому, Т. В. Плиевой и Б. А. Юрцеву, а также проф. А. И. Толмачеву, просмотревшему и определившему бо́льшую часть видов рода *Draba*.

В настоящем сообщении излагаются результаты кариологического изучения 128 видов растений, 16 из них с кариологической точки зрения ранее не были известны в литературе (в таблице эти виды отмечены звездочкой). Для видов, изученных в цитологическом отношении впервые, и для редких или эндемичных видов приведены рисунки метафазных пластинок, дающие некоторое представление об их кариотипах (см. рисунок).

Все образцы загербаризированы и хранятся в гербарии БИНа, номера гербарных образцов указаны в таблице.

При сравнении наших данных по числу хромосом с данными, полученными ранее другими исследователями, в большинстве случаев мы пользовались новейшим и наиболее доступным в настоящее время для отечественных ботаников справочником «Хромосомные числа цветковых растений», изданным в 1969 г. (при ссылке на эту сводку в нашей статье используется сокращение — ХЧЦР, 1969).

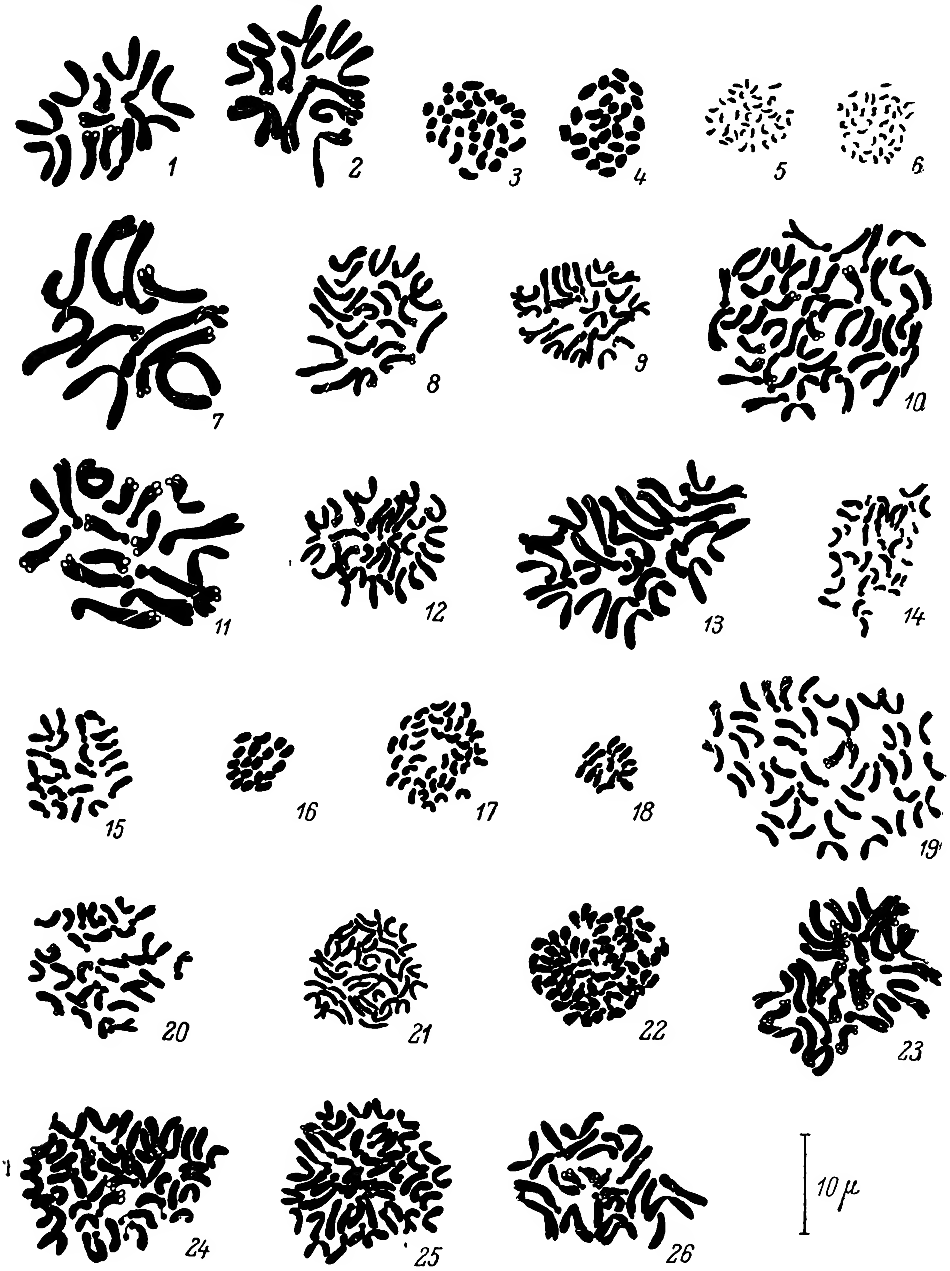
Наши комментарии к таблице касаются главным образом кариологической стороны исследования. Что же касается вопросов таксономии, то некоторые исследованные нами растения, возможно, еще станут предметом рассмотрения и обсуждения наших коллег.

У большинства видов установленные хромосомные числа совпадают с предшествующими определениями, выполненными другими исследователями и частично нами же. Однако имеется целый ряд видов, для которых получены новые, ранее неизвестные хромосомные числа.

Вторично в роде *Claytonia* установлено минимальное хромосомное число $2n=10$. Кроме *C. arctica* Adams, такое же число оказалось у *C. sarmentosa* C. A. Mey. (см. рисунок, 7). Для этого вида уже известно несколько хромосомных чисел: $2n=14$, 16, 28 и 32 (ХЧЦР, 1969).

Для *Draba pseudopilosa* наряду с уже известным хромосомным числом $2n=48$ (Жукова, 1968) у образца с о. Айон выявлено $2n=32$. 32-хромосомные растения отличаются от 48-хромосомных только наличием опушения на цветоносах. В остальном растения абсолютно сходны. В данном случае перед нами еще один пример кариологической дифференциации вида, не сопровождающейся сколько-нибудь заметными изменениями в экологии или морфологии растений.

Новое ранее не приводившееся хромосомное число $2n=52$ оказалось у вивипарного вида *Saxifraga cernua* L. Следует отметить, что у чукотских растений *S. cernua* чаще всего отмечается $2n=48$ — такое же, как и у близкого ему вида *S. exilis* Steph. Наиболее низкое число для *S. cernua* было найдено у растений из Хибин — 2n=36 (Соколовская, 1958). Самое высокое число (2n=72) выявлено у образцов из северной Канады (Mosquin a. Heyley, 1966).



Метафазные пластинки.

1 — *Puccinellia wrightii*, 2n=14; *2* — *Festuca auriculata*, 2n=14; *3* — *Carex algida*, 2n=32; *4* — *Carex melanocarpa*, 2n=26; *5* — *Salix reptans*, 2n=38; *6* — *Salix sphenophylla*, 2n=38; *7* — *Claytonia sarmentosa*, 2n=10; *8* — *Silene stenophylla*, 2n=24; *9* — *Lychnis sibirica* ssp. *villosula*, 2n=24; *10* — *Melandrium macrospermum*, 2n=48; *11* — *Trollius chartosepalus*, 2n=16; *12* — *Ranunculus sabinii*, 2n=32; *13* — *Papaver macounii*, 2n=28; *14* — *Erysimum pallasii*, 2n=36; *15* — *Saxifraga calycina*, 2n=24; *16* — *Saxifraga grandipetala*, 2n=18; *17* — *Saxifraga nudicaulis*, 2n=40; *18* — *Potentilla biflora*, 2n=14; *19* — *Oxytropis sverdrupii*, 2n=48; *20* — *Oxytropis tschuktschorum*, 2n=32; *21* — *Castilleja tenella*, 2n=48; *22* — *Pinguicula variegata*, 2n=64; *23* — *Antennaria villifera*, 2n=28; *24* — *Senecio frigidus*, 2n=48; *25* — *Senecio kjellmanii*, 2n=48; *26* — *Saussurea angustifolia*, 2n=26.

Для *Saxifraga grandipetala* получено число 2n=18, тогда как ранее для этого вида было установлено число 2n>120. Эта высокополиплоидная раса была обнаружена в западной части ареала *S. grandipetala* в Анюй-

Числа хромосом у исследованных видов растений Чукотки

Вид и номер образца	2n	Место сбора материала
Sparganium hyperboreum Laest. № 68-42	30	Анадырское нагорье, р. Комариная
Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal. № 68-84k	28	Чаунская низм., р. Чулек
Calamagrostis neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb. № 68-61	28	Зап. Чукотка, г. Певек
C. purpurascens R. Br. № С-67-646	42	р. Амгуэма, 159 км трассы
Trisetum spicatum (L.) Richt. № 69-113k	28	Вост. Чукотка, пос. Лаврентия
Koeleria asiatica Domin № 68-42k	28	Анадырское нагорье, оз. Эльгыгытгын
Poa arctica R. Br. № 68-41k	ок. 70	Там же
P. malacantha Kom. № 68-55	56	Анадырское нагорье, р. Комариная
P. pratensis L. № 68-82k	ок. 60	Чаунская низм., р. Чулек
Phippsia concinna (Fries) Lindeb. № 68-109k	28	о. Айон
Puccinellia tenella (Lge) Holmb. № 69-55k	14	Вост. Чукотка, пос. Провидения
P. wrightii (Scribn. et Merr.) Tzvel. № 69-101k	14	Вост. Чукотка, пос. Лаврентия
Festuca auriculata Drob. № 67-33	14	р. Амгуэма, 159 км трассы
F. kolymensis Drob. № 66-25*	14	Анюйское нагорье, пос. Билибино
Zerna pumpelliana (Scribn.) Tzvel. № С-67-662	28	Вост. Чукотка, р. Эргувеем
Roegneria kamczadalorum Nevski*	28	пос. Ваеги-на-Майне
Eriophorum angustifolium Roth, № 68-08	58	Анадырское нагорье, р. Комариная
E. russeolum Th. Fr. № 68-43	58	Там же
E. triste (Th. Fr.) Hadač et Löve, № 68-98k	60	о. Айон
Carex algida Turcz. № 65-24*	32	Чаунская низм., р. Мильгувеем
C. bonanzensis Britt. № 67-17k*	60	Анюйское нагорье, пос. Бараниха
C. glacialis Mack. № 65-20	34	Чаунская низм., холмы Теакачин
C. gynocrates Wormskj. № 65-380	50	Чукотское нагорье, р. Кувет
C. holostoma Drej. № 65-330	56	Чукотское нагорье, р. Куэквунь
C. melanocarpa Cham. № 65-25*	26	Чаунская низм., р. Мильгувеем
C. saxatilis ssp. *laxa* (Trautv.) Kalela, № 65-361	80	Чукотское нагорье, р. Кувет
C. scirpoidea Michx. № 65-364	62	Чукотское нагорье, р. Кувет
C. subspathacea Wormskj. № 65-292	80	Чукотка, мыс Шмидта
C. ursina Dew. № 68-100k	64	о. Айон
Juncus haenkei E. Mey. № 69-78k*	74	Вост. Чукотка, пос. Чаплино
Luzula rufescens Fisch. № 68-49	52	Анадырское нагорье, р. Комариная
L. unalaschkensis (Buch.) Sataka, № 69-39Pl	36	Вост. Чукотка, р. Эргувеем
Veratrum oxysepalum Turcz. № 69-28Pl	80	Вост. Чукотка, р. Ионивеем
Coeloglossum viride (L.) Hartm. № 69-73k	40	Вост. Чукотка, пос. Чаплино
Salix chamissonis Anderss. № 69-06Pl	114	Вост. Чукотка, пос. Провидения
S. reptans Rupr. № 68-37k	38	Анадырское нагорье, оз. Эльгыгытгын
S. sphenophylla A. Skv. № 68-87k	38	Чаунская низм., р. Чулек
Rumex acetosa L. ssp. *pseudoxyria* Tolm. № 68-66k	14	Анадырское нагорье, оз. Эльгыгытгын
R. graminifolius Lamb. № 68-97k	15♂	о. Айон
» » » № С-68-661	14♀	Вост. Чукотка, р. Эргувеем
Claytonia sarmentosa C. A. Mey. № 65-95k	10	Вост. Чукотка, пос. Чаплино
Stellaria ciliatosepala Trautv. № 68-88k	72	Зап. Чукотка, г. Певек
Stellaria crassipes Hult. № 65-299	72	Чукотское нагорье, р. Алярмагтын
Cerastium maximum L. № 69-43Pl	38	Чукотское море, о. Колючин
Silene stenophylla Ledeb. № С-67-643	24	Анюйское нагорье, р. Ергувеем

Продолжение

Вид и номер образца	2n	Место сбора материала
Lychnis sibirica L. ssp. *villosula* (Trautv.) Tolm. № С-68-54*	24	о. Айон
Melandrium affine J. Vahl, № 67-U-2 . . .	48	Вост. Чукотка, р. Эргувеем
M. apetalum (L.) Fenzl. № 67-U-3	24	Там же
M. macrospermum Porsild, № С-66-50* . .	48	Чукотское нагорье, пр. Полярный
Caltha arctica R. Br. № 68-08k	52	Зап. Чукотка, р. Нгаглейнгывеем
C. caespitosa N. Schipcz. № 68-31k . . .	52	Там же
Trollius chartosepalus N. Schipcz. № 68-50k*	16	Анадырское нагорье, оз. Эльгытгын
Delphinium chamissonis Pritz. ex Walp. № 69-110k	16	Вост. Чукотка, пос. Лаврентия
Aconitum delphinifolium DC. ssp. *paradoxum* (Reichenb.) Hult. № 69-64k	16	Вост. Чукотка, пос. Чаплино
Anemone parviflora Michx. № 69-67	16	Там же
Ranunculus affinis R. Br. № 68-58 . .	32	Анадырское нагорье, р. Комариная
R. hyperboreus Rottb. var. *tricrenatus* Rupr. № 68-101k	32	о. Айон
R. nivalis L. № 69-74k	48	Вост. Чукотка, пос. Чаплино
R. pygmaeus Wahlenb. № 68-94k	16	о. Айон
R. sabinii R. Br. № 68-93k	32	Там же
Dicentra peregrina (Rudolphi) Fedde, № 68-13	16	Анадырское нагорье, р. Комариная
» » » f. *alba* № 68-12	16	Там же
Papaver hultenii E. Knaben. № 66-183 . .	42	Чукотское нагорье, пр. Полярный
P. macounii Greene, № 67-108	28	Вост. Чукотка, р. Эргувеем
Cochlearia arctica Schlecht. № С-68-64 . .	14	о. Айон
C. groenlandica L. № С-68-05	14	Там же
Draba fladnizensis Wulf, № 67-Cr-27 . . .	16	р. Амгуэма, 159 км трассы
D. hirta L. № 67-Cr-25	64	р. Амгуэма, 111 км трассы
D. lonchocarpa Rydb. № 67-Cr-17	16	хр. Искатень, 32 км трассы
D. nivalis Liljebl. № 67-Cr-32	16	хр. Искатень, 57 км трассы
» » » № 67-Cr-42	16	Вост. Чукотка, р. Эргувеем
D. palanderiana Kjellman, № 67-Cr-52 . .	32	хр. Искатень, 32 км трассы
D. pseudopilosa Pohle s. l. № С-68-20 . .	32	о. Айон
D. pseudopilosa Pohle s. str. № 67-Cr-11 . .	48	хр. Искатень, 32 км трассы
» » » » » № 67-Cr-49 . .	48	Вост. Чукотка, р. Эргувеем
» » » » » № 67-Cr-22 . .	48	Зал. Креста, пос. Эгвекинот
D. stenopetala Trautv. № С-67-550*	64	Там же
D. subcapitata Simm. № 67-Cr-9	16	Анюйское нагорье, р. Ергувеем
Arabis media N. Busch, № С-68-01	16	Зап. Чукотка, пос. Апапельхино
Erysimum pallasii (Pursh) Fern. № С-68-03 . .	36	Чукотское нагорье, пос. Комсомольский
Chrysosplenium wrightii Franch. et Savat. № 68-38k	24	Анадырское нагорье, оз. Эльгытгын
Saxifraga calycina Sternb. № 68-59 . . .	24	Там же
S. cernua L. № 68-28k	52	Зап. Чукотка, р. Нгаглойнгывеем
S. exilis Steph. № 68-65	48	Зап. Чукотка, г. Певек
S. grandipetala (Engl. et Irmsch.) Losinsk. № 69-12Pl	18	Вост. Чукотка, р. Ионивеем
S. hirculus L. № 68-51k	32	Анадырское нагорье, оз. Эльгытгын
S. hyperborea R. Br. № 68-27k	26	Зап. Чукотка, р. Нгаглойнгывеем
S. nudicaulis D. Don, № 69-32k*	40	Вост. Чукотка, пос. Провидения
S. rivularis L. s. l. № 68-09k	52	Зап. побережье Чаунской губы, руч. Подножный
Comarum palustre L. № 68-85k	42	Чаунская низм., р. Чулек
Potentilla biflora Willd. № 67-171k* . . .	14	хр. Искатень, 32 км трассы

Продолжение

Вид и номер образца	2n	Место сбора материала
P. emarginata Pursh, № 68-41	42	Анадырское нагорье, р. Комариная
P. fragiformis Willd. № C-67-551	56	Зал. Креста, пос. Эгвекинот
Novosieversia glacialis (Adams) F. Bolle, № C-67-659	28	Чукотское нагорье, пос. Иультин
Acomastylis rossii (R. Br.) Greene, № 69-68k	70	Вост. Чукотка, пос. Чаплино
Oxytropis mertensiana Turcz. № C-67-652	16	р. Амгуэма, 159 км трассы
O. middendorffii Trautv. s. l. № C-68-699	48	Анюйское нагорье, р. Угаткын
O. sverdrupii Lynge, № 68-95k	48	о. Айон
O. tschuktschorum Jurtz. № 68-04	32	Анадырское нагорье, р. Комариная
O. vassilczenkoi Jurtz. № C-68-711	32	Чукотское нагорье, пос. Комсомольский
Empetrum hermaphroditum (Lange) Hagerup s. l. № 68-69	52	Зап. Чукотка, пос. Апапельхино
Epilobium davuricum Turcz. № 68-56	36	Анадырское нагорье, р. Комариная
Loiseleuria procumbens (L.) Desv. № 68-50	24	Зап. Чукотка, пос. Апапельхино
Primula borealis Duby, № 69-54k	36	Вост. Чукотка, пос. Провидения
P. tschuktschorum Kjellm. № 69-34k	22	Там же
Androsace septentrionalis L. № C-68-28	20	Зап. Чукотка, пос. Апапельхино
Dodecateon frigidum Cham. et Schlecht. № 67-93	44	Вост. Чукотка, р. Эргувеем
Trientalis europaea L. ssp. *arctica* (Fisch.) Hult. № 69-83k	90	Вост. Чукотка, пос. Чаплино
Gentiana glauca Pall. № 69-54Pl	24	Чукотское море, о. Колючин
Armeria arctica (Cham.) Wallr. № 68-67k	18	Чаунская низм., р. Чулек
Polemonium acutiflorum Willd. № 69-48Pl	18	Чукотское море, о. Колючин
Castilleja tenella № 68-71k*	48	Зап. Чукотка, пос. Чаун
Pedicularis hirsuta L. № 68-09	16	Анадырское нагорье, р. Комариная
P. sudetica Willd. s. l. № 65—27	16	Зап. Чукотка, г. Певек
Lagotis minor (Willd.) Standl. № 69-50k	22	Вост. Чукотка, пос. Провидения
Pinguicula variegata Turcz. № 68-01*	64	Анадырское нагорье, р. Комариная
Linnaea borealis Gronov. ex L. № 68-10	32	Там же
Valeriana capitata Pall. № 69-23Pl	ок. 84	Вост. Чукотка, р. Ионивеем
» » » № 69-82k	60	Вост. Чукотка, пос. Чаплино
Solidago compacta Turcz. № 69-33Pl	36	Вост. Чукотка, р. Ионивеем
Aster alpinus L. № C-68-37	18	Вост. Чукотка, р. Эргувеем
A. sibiricus L. № C-68-660	18	Там же
Antennaria friesiana (Trautv.) Ekman ssp. *friesiana* № 66-164	70	Чукотское нагорье, р. Алярмагтын
То же, № 67-33k	ок. 70	Анюйское нагорье, пос. Бараниха
» » № 68-14	84	Анадырское нагорье, р. Комариная
» » № 69-08Pl	63	Вост. Чукотка, пос. Провидения
A. friesiana (Trautv.) Ekman ssp. *alaskana* (Malte) Hult. № 69-31Pl	63	Вост. Чукотка, р. Ионивеем
A. villifera Boris. № 68-34	28	Анадырское нагорье, р. Комариная
Dendranthema hultenii (Löve et Löve) Tzvel.	18	Чукотское море, о. Колючин
D. integrifolium (Richards.) Tzvel. № 69-65k	18	Вост. Чукотка, пос. Чаплино
Nardosmia frigida (L.) Hook. № 67-141k	ок. 60	Чукотское нагорье, пос. Иультин

Продолжение

Вид и номер образца	2n	Место сбора материала
Arnica frigida C. A. Mey. ex Iljin, № C-68-618	св. 70	хр. Искатень, 57 км трассы
Senecio atropurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch. № 68-53	48	Анадырское нагорье, р. Комариная
S. congestus (R. Br.) DC. № 69-111k . . .	48	Вост. Чукотка, пос. Лаврентия
S. frigidus (Richards.) Less. № 68-03* . .	48	Анадырское нагорье, р. Комариная
S. kjellmanii A. E. Porsild, № 67-133k*	48	хр. Искатень, 32 км трассы
S. pseudoarnica Less. № 69-41k	40	Вост. Чукотка, пос. Провидения
S. resedifolius Less. № 66-125	80	Чукотское нагорье, р. Сев. Умкрыннэт
Saussurea angustifolia (Willd.) DC. № 69-99k	26	Вост. Чукотка, пос. Лаврентия

ском нагорье (Жукова, 1969). Заслуживает внимания тот факт, что у близкого вида *S. dahurica* Willd. 2n≈18 (Р. Е. Крогулевич, неопубликованные данные).

У *Acomastylis rossii* вновь найдено 2n=70. Примечательно, что такое же число обнаружено и у образцов из арктической Канады (Mulligan a. Porsild, 1969). Ранее для американских растений *A. rossii* было известно только одно хромосомное число — 2n=56 (Wiens a. Halleck, 1962; Mosquin a. Hayley, 1966).

Хромосомное число 2n=48, определенное нами у растений *Oxytropis sverdrupii* Lynge с о. Айон относится к типической форме из классического местонахождения. Ранее установленное число 2n=64 (Жукова, 1966) на материале с о. Врангеля, по мнению Б. А. Юрцева, в действительности относится к другому еще неописанному таксону, родственному *O. sverdrupii*. *O. sverdrupii* был описан Люнге (Lynge, 1929) именно по образцам, собранным на о. Айон; других, близких к этому виду, остролодочников на острове не встречено.

Обращает на себя внимание низкое хромосомное число у *Trientalis europaea* L. (2n=90). Близкое к этому числу (2n=96) было обнаружено только у *T. borealis* Rafin. (Löve a. Löve, 1966). У *T. europaea*, как правило, в соматических клетках насчитывается более 100 хромосом (ХЧЦР, 1969), а у *T. europaea* ssp. *arctica* определено 2n≈170 (Соколовская, 1963).

Еще одно новое число (2n=60) установлено у *Valeriana capitata* Pall. Ранее для этого вида было известно, что 2n=56, 64 (Соколовская, Стрелкова, 1960) и 2n=56 (Жукова, 1965, 1966). Одновременно у *V. capitata* нам удалось установить еще более высокое число хромосом — 2n=ок. 84. Это указывает на необходимость дальнейших множественных определений хромосомных чисел у данного вида.

У *Antennaria friesiana* вновь выявлены хромосомные числа 2n=63 и 2n=84. У образца № 66—164 оказалось 2n=70, а у другого растения (№ 67—33к) — 2n≈70.

70-хромосомные растения ранее не были известны у этого вида. Примечательно, что у растений всех трех кариологических рас не обнаруживается сколько-нибудь заметных морфологических отличий. В то же время 63-хромосомные образцы на этот раз имели отличия, позволившие отнести их к двум разным подвидам *A. friesiana*.

Установленное нами число хромосом 2n=80 у *Senecio resedifolius* Less. намного превышает числа, приводимые другими исследователями. А. П. Соколовская и О. С. Стрелкова (1938, 1948) находили у этого вида 2n=46.

Опыт кариологического изучения арктических растений показывает целесообразность, а часто и прямую необходимость повторных и даже многократных определений хромосомных чисел у многих видов, для которых прежде был известен только один хромосомный набор. Наличие апомиктической репродукции у многих арктических видов, а также многочисленные случаи внутривидовой полиплоидии зачастую могут быть выявлены только на массовом материале. Имеется и целый ряд других задач, в том числе таксономических, для решения которых необходимы целые серии определений. Исходя из этого, мы ориентируемся на получение максимального количества данных, характеризующих хромосомные числа арктических видов.

ЛИТЕРАТУРА

Жукова П. Г. (1965). Кариологическая характеристика некоторых растений Чукотского полуострова. Бот. журн., 50, 7. — Жукова П. Г. (1966). Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР. Бот. журн., 51, 10. — Жукова П. Г. (1967). Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР. II. Бот. журн., 52, 7. — Жукова П. Г. (1968). Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР. III. Бот. журн., 53, 3. — Жукова П. Г. (1969). Числа хромосом у некоторых.. видов растений Северо-Востока СССР. IV. Бот. журн., 54, 12. — Соколовская А. П. (1958). Соотношение между числом хромосом и величиной пыльцевых зерен у арктических видов *Ranunculaceae* и *Saxifragaceae*. Бот. журн., 43, 8. — Соколо́вская А. П. (1963). Географическое распространение полиплоидных видов растений (исследование флоры полуострова Камчатки). Вестн. Ленингр. унив., сер. биолог., 3, 15. — Соколовская А. П., О. С. Стрелкова. (1938). Явление полиплоидии в высокогорьях Памира и Алтая. ДАН СССР, 21. — Соколовская А. П., О. С. Стрелкова. (1948). Географическое распределение полиплоидов. II. Исследование флоры Алтая. Уч. зап. Пед. инст. им. Герцена, 66. — Соколовская А. П., О. С. Стрелкова. (1960). Географическое распространение полиплоидных видов растений в евразиатской Арктике. Бот. журн., 45, 3. — Тихомиров Б. А. (1957). К характеристике флоры и растительности термальных источников Чукотки. Бот. журн., 42, 9. — Тихомиров Б. А., В. А. Гаврилюк. (1966). К флоре беринговского побережья Чукотского полуострова. В кн.: Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение, 6.— Хромосомные числа цветковых растений. (1969). — Юрцев Б. А. (1967). Ботаникогеографические исследования на Западной и Центральной Чукотке в 1964—1966 гг. Бот. журн., 52, 7. — Юрцев Б. А., П. Г. Жукова. (1968). Полиплоидные ряды и таксономия (на материале анализа некоторых групп арктических бобовых). Бот. журн., 53, 11. — Löve A. a. D. Löve. (1966). Cytotaxonomy of the alpine vascular plants of mount Washington. Univ. of Colorado Studies, Ser. Biol., 24.— Lynge B. (1929). Vascular plants and lichens. The Norwegian Polar Exp. with the Maud 1918—1925. Scientif. Result, 5 : 1. — Mosquin T. a. D. E. Hayley. (1966). Chromosome numbers and taxonomy of some Canadian Arctic plants. Canad. Journ. Bot., 44. — Mulligan G. A. a. A. E. Porsild. (1969). Chromosome numbers of some plants from the unglaciated central Yukon plateau, Canada. Canad. Journ. Bot., 47, 5. — Wiens D. a. D. Halleck. (1962). Chromosome numbers in Rocky Mountain plants, I. Bot. Notiser, 115, 4.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 9 VI 1970)

УДК 581.47 : 633.853.74

Н. Д. Лунин

СТРОЕНИЕ ПЛОДА КУНЖУТА *SESAMUM INDICUM* L.

С 3 рисунками

N. D. LUNIN. THE STRUCTURE OF THE FRUIT OF *SESAMUM INDICUM* L.

Изучалось строение плода кунжута с помощью тератологического метода, путем сравнения гомологичных частей нормально развитых плодов с аномальными, возникающими в результате пролификации цветков. Следует считать, что растрескивание плода при высыхании осуществляется не по местам срастания плодолистиков между собой, как обычно считалось, а, наоборот, через рудименты центральных жилок плодолистиков, предрасполагающих коробочку к растрескиванию. Нерастрескиваемость плода обеспечивается в результате обрастания (закрытия)

снаружи рудиментов центральных жилок плодолистиков толстым слоем клеток мезокарпия. Правильное понимание строения плода кунжута имеет значение для селекции на устойчивость к осыпанию семян.

Одной из причин, препятствующих широкому возделыванию кунжута *Sesamum indicum* L. в нашей стране, является слабая «приспособленность» его к механизации уборочных работ. Это объясняется его биологическими особенностями: неодновременным созреванием плодов на растении, быстрым подсыханием созревших плодов и затем обязательным их растрескиванием. С растрескиванием плодов связано сильное осыпание семян, затрудняющее культуру этого растения. Поэтому первостепенной задачей в селекции кунжута является создание новых сортов с нерастрескивающимися коробочками, у которых осыпание семян при созревании было бы полностью исключено.

Чтобы найти пути преодоления растрескиваемости, важно правильно понимать строение плода кунжута. В настоящее время укоренилось представление о его строении, описанное в свое время Г. С. Зайцевым (1924) и В. М. Гильтебрандтом (1931, 1932).

По В. М. Гильтебрандту (1932), плод кунжута — «коробочка, состоит из 2 или 4 плодолистиков, края которых загибаются внутрь коробочки, образуя ложные перегородки, благодаря чему коробочка бывает разделена, в зависимости от числа плодолистиков, на 4 или 8 гнезд... Во время созревания коробочка распадается вдоль, по числу плодолистиков на 2 или 4 доли».

В своих наблюдениях за аномальными и нормально развитыми плодами кунжута мы пришли к иному пониманию некоторых важных особенностей его строения.

Правильное решение вопроса о строении плода кунжута может быть найдено на основе методов эволюционной морфологии растений и главным образом на основе тератологического метода (Козо-Полянский, 1937б). Тератологические явления довольно часто используются в решении вопросов морфогенеза органов и их отдельных частей; наибольший интерес при этом представляют аномалии самого цветка (см. «Литература»).

У растений кунжута встречается немало различных уродств, но для правильного определения строения его плода наибольший интерес представляет одно из них, которое кратко описано Гильтебрандтом (1932). Сводится оно в основном к пролификации его цветков, которая в нижней части растений бывает выражена слабее или даже совсем отсутствует, а в верхней проявляется очень сильно. Поэтому нижние цветки бывают или нормальными, из них развиваются плоды со всхожими семенами, или слабо пролифицированными, стерильными. Развивающиеся из последних коробочки длиннее нормальных и не образуют полноценных семян. Иногда пролификация цветков в верхней части уродливого растения достигает такой степени, что цветки превращаются в облиственные побеги. В этих случаях на растении можно наблюдать целый ряд последовательных переходов от нормально развитого плода до обычных листьев (рис. 1). В таком ряду встречаются плоды с различной степенью срастания плодолистиков между собой, кроме того, плодолистики имеют хорошо развитое и четко выраженное жилкование, чего нельзя наблюдать у нормально развитых плодов. Очень важно, что такие аномальные плоды сохраняют сходство с нормально развитыми, которое заключается главным образом в сохранении присущей им симметрии.

Чтобы установить гомологичные части аномального плода с нормально развитым, мы исходили (Козо-Полянский, 1945; Курсанов и др., 1958) из топографического или диаграмматического определения соответствующей части плода.

Так, у двухплодолистиковой коробочки, нормально развитой или аномальной, на поперечном срезе наблюдаются две оси симметрии: в широкой ее части — длинная, в узкой — короткая. Каждой оси симметрии соответствует своя узкая или широкая продольная плоскость сечения.

По этим осям симметрии и продольным плоскостям сечения нетрудно установить гомологичные части между нормально развитым и аномальным плодом. По гомологичным частям, исходя из аномальных плодов, можно определить место срастания краев плодолистиков в нормальной коробочке, а также установить, какой части плодолистика соответствует линия растрескивания (вскрытия) ее.

При рассмотрении двухплодоволистиковой аномальной коробочки (рис. 1, *б*) с ее широкой стороны отчетливо видно незакончившееся срастание плодолистиков. Снизу они сросшиеся и поэтому близки к форме коробочки. В верхней же части срастание отсутствует, и плодолистики приобретают форму листа. Здесь же четко видно (рис. 1 и 2), что по краю каждого плодолистика перед срастанием его образуется боковая жилка. В результате каждый плодолистик имеет, кроме центральной жилки (рис. 1, *д*), по две боковых, которые снизу идут по краю листовой пластинки, а к вершине входят в нее. Таким образом, в тех местах коробочки, где происходит срастание двух рядом лежащих краев плодолистиков, закладываются две хорошо развитые боковые жилки (рис. 2, *б*), по одной от каждого края плодолистика. Такое парное расположение боковых жилок наблюдается не только у аномальных коробочек, но и у нормально развитых. Иногда эта пара жилок в верхней части коробочки срастается в одну, но чаще всего их можно наблюдать раздельно друг от друга, так, как они видны на поперечных срезах (рис. 2).

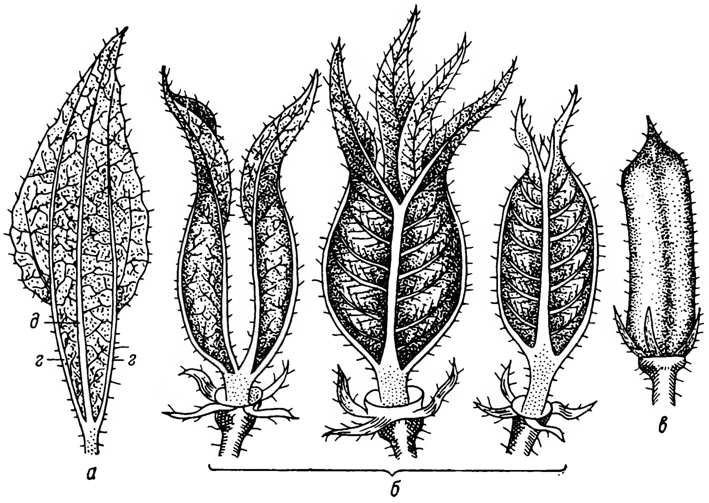


Рис. 1. Плод кунжута *Sesamum indicum* L. и различные случаи его уродливости.

а — лист, гомологичный плодолистику; *б* — плоды с различной степенью срастания плодолистиков (вид с широкой стороны); *в* — нормально развитый плод (вид с широкой стороны); *г* — боковые жилки плодолистика; *д* — центральная жилка плодолистика.

Парное расположение боковых жилок на срезах плодов (рис. 2) указывает, что срастание плодолистиков у кунжута идет не по длинной оси симметрии, как принято считать, а по короткой. При этом растрескивание коробочек осуществляется не в местах срастания плодолистиков, а по их центральным жилкам (рис. 2, *а*). Эти жилки отчетливо видны на поперечном срезе аномального плода (рис. 2, *А*), где каждая из них представлена в виде характерного для жилок бугорка, выступающего наружу. На этом же поперечном срезе можно видеть, что указанные центральные жилки плодолистиков располагаются по длинной оси симметрии. Если по этой же оси симметрии рассматривать поперечный срез нормально развитого плода, то вместо характерных для жилок выпуклостей видны глубокие борозды, а вместо развитых центральных жилок наблюдаются небольшие их рудименты. Тем не менее это гомологичные части, соответствующие центральным жилкам плодолистиков, по которым осуществляется растрескивание коробочек при высыхании.

Что касается ложных перегородок (рис. 2, *д*), то их никак нельзя считать краями плодолистиков, как это принято. Известно (Курсанов и др., 1958; Тахтаджян, 1969), что плаценты у большей части плодов имеют краевое расположение (сутуральная или субмаргинальная плацентация). Поверхностная плацентация (ламинальная) встречается лишь иногда у наиболее примитивных семейств. Ложные же перегородки у плодов кунжута зачастую, особенно у форм со слаборазвитыми перегородками, даже не соприкасаются с центральной колонкой, на которой расположены плацентальные гребни. В то же время участки коробочки, в которых расположены пары боковых жилок, т. е. места срастания плодолистиков (о которых говорилось выше), бывают всегда сросшимися с центральной колонкой.

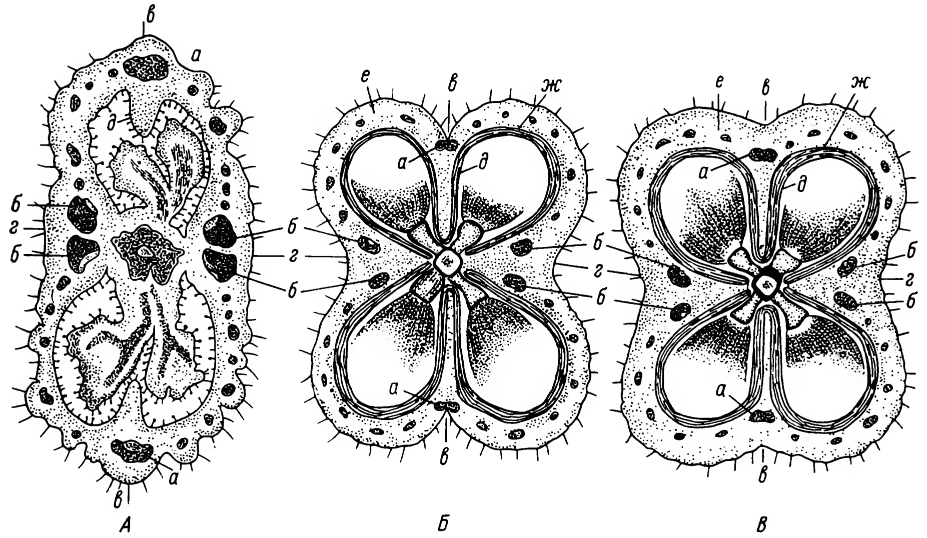


Рис. 2. Поперечные срезы плода кунжута.

А — срез аномального плода; *Б* — срез нормально развитого растрескивающегося плода с открытыми центральными жилками плодолистиков; *В* — срез нормально развитого нерастрескивающегося плода с закрытыми центральными жилками плодолистиков. *а* — центральные жилки плодолистиков; *б* — боковые жилки плодолистиков; *в* — место растрескивания коробочки при высыхании; *г* — место срастания плодолистиков между собою; *д* — ложные перегородки; *е* — мезокарпий (вместе с однослойным экзокарпием); *ж* — эндокарпий.

Таким образом, приведенный выше анализ и сравнение гомологичных частей нормально развитого плода с аномальным дает основание считать, что настоящими перегородками плода кунжута являются те участки стенки перикарпия, которые разделяют его полностью в местах парного расположения боковых жилок. Ложные же перегородки образуются внутри плода как выросты его внутренних стенок против каждого рудимента центральной жилки плодолистика. В других местах плодолистика ложные перегородки никогда не возникают, это показывает, что образование их тесно связано с центральными жилками плодолистиков, по которым осуществляется вскрытие плода при высыхании.

Вскрытие плода, как правило, является причиной осыпания семян. Осыпание семян и плодов имеет чрезвычайно важное значение в их распространении (Левина, 1957). Оказывая положительную роль в общебиологическом развитии при возделывании отдельных культурных растений, оно часто выступает как отрицательный признак, который необходимо устранять в процессе селекции.

Осыпание семян и плодов обычно является следствием определенного морфолого-анатомического строения плодов (Вакулин, 1939; Ильина, 1953; Корчагина, 1964). Многие исследователи (Яковлев, 1932, 1938; Савченко, 1938; Шмаргонь, 1949; Гвоздева, 1952; Пухальская, 1966), пытавшиеся выявить причинную обусловленность неосыпаемости плодов и семян, пришли к мысли, что причины эти также морфолого-анатомического характера.

Попытка выяснить причины осыпания семян кунжута и наметить пути устранения этого явления на основе морфолого-анатомического изучения плода была предпринята А. И. Ильиной (1952). Она сопоставила анатомическое строение плодов двух различных по осыпаемости сортов кунжута, но существенных различий в их строении не обнаружила. По ее мнению, основной причиной вскрытия плода кунжута является большая насыщенность его механическими тканями, а также характер их расположения в коробочке; Ильина отмечает наличие и важное значение при вскрытии плода особого, так называемого «вскрывающего» слоя, расположенного в местах срастания плодолистиков.

Накамура и Сато (Nakamura, Sato, 1957) указывают, что растрескивание коробочки кунжута при созревании обусловлено несоответствием между утолщением стенок коробочки и увеличением размера клеток в области линии срастания плодолистиков. Они считают, что у сортов кунжута с растрескивающимися коробочками в шовных местах плода клетки не увеличиваются.

Ашри и Ладыжинский (Ashri, Ladijinski, 1964) сообщают о генетическом контроле растрескивания коробочек кунжута, которое они связывают с наличием или отсутствием паренхимного слоя клеток мезокарпия в местах срастания плодолистиков.

Проанализировав большое число исходных форм кунжута путем сравнения строения поперечных срезов их плодов, мы пришли к выводу, что все они между собой существенно не отличаются. Исключение составляют отдельные растения, отобранные среди гибридов, полученных от скрещивания коллекционного образца № 1124 (по каталогу ВИР) с сортами селекции ВНИИМК. Коробочки этих растений отличались от коробочек остальных форм главным образом по характеру расположения слоя мезокарпия в зонах растрескивания. Так, на поперечном срезе плода обычных форм кунжута (рис. 2, *б*) видно, что слой мезокарпия плода в местах центральных жилок плодолистиков прерывается. Клетки этого слоя как одной, так и другой половины плодолистика доходят до рудимента центральной жилки, но непосредственно между собой не срастаются. Рудимент жилки вследствие этого остается открытым снаружи плода. Такое положение центральной жилки плодолистика говорит даже о некотором сходстве ее с центральной жилкой вегетативного листа: в первом случае жилка делит собой мезокарпий плодолистика на две части, во втором делит мезофилл листовой пластинки.

Совершенно другое расположение мезокарпия около центральной жилки плодолистика можно наблюдать (рис. 2, *В*) на поперечном срезе плода, взятого с растений, отобранных из вышеназванных гибридов. Здесь отчетливо видно, что мезокарпий, расположенный по одну и другую сторону от рудимента центральной жилки, надежно срастается между собой и закрывает его снаружи. Такое новообразование у плодолистиков определенно связано с наличием листоподобных выростов в виде продолговатых бугорков или загнутых пластинок темно-зеленого цвета, возникающих вдоль центральных жилок вегетативных листьев, взятых с этих же растений (рис. 3, *Б*). Располагаются такие выросты только со спинной стороны листа и только в пазухах ветвей его центральной жилки. Такая одновременность возникновения указанных новообразований вдоль центральных жилок плодолистиков и вегетативных листьев еще раз подтверждает высказанное нами положение, что это гомологичные участки, и что растрескивание плода осуществляется по центральным жилкам плодолистиков, а не по местам их срастания, как это принято было считать до сих пор.

В дальнейшем оказалось, что указанные новообразования на вегетативных листьях и их производных (лепестках, плодолистиках) носят наследственный характер и самым непосредственным образом влияют на механизм растрескивания коробочки.

Известно, что растрескивание плодов многих растений (плодов кунжута в том числе) обусловлено взаимодействием при высыхании перикарпия двух основных его слоев: мезокарпия и эндокарпия. По нашему определению, слой мезокарпия зрелого плода кунжута, состоящий из клеток паренхимы, содержит более 85% воды (вместе с однослойным экзокарпием). Сокращение этого слоя в объеме при его высыхании намного выше, чем слоя эндокарпия, состоящего из механических клеток с влажностью до 45%. Под влиянием указанных различий этих двух основных слоев в момент высыхания стенок плода кунжута возникают силы, направленные на разрыв коробочки. В тех случаях, когда рудименты центральных жилок плодолистиков снаружи не закрыты слоем мезокарпия (рис. 2, *Б*), они являются самым слабым в механическом отношении участком коробочки, и растрескивание ее прежде всего начинается с раскалывания именно этих тканей. Склонность рудиментов центральных жилок к легкому раскалыванию, по-видимому, обусловлена продольноволокнистым строением их тканей. Залегающие под рудиментом и внутри ложной перегородки крупные тонкостенные клетки паренхимы представляют собой слабую ткань, которая не может приостановить начавшееся растрескивание коробочки.

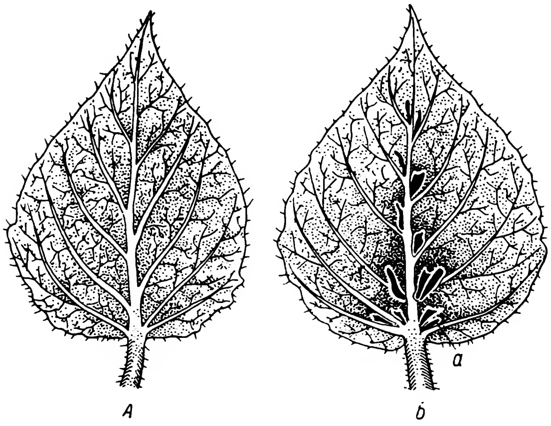


Рис. 3. Листья кунжута.

А — с растений, коробочки которых растрескиваются; *Б* — с растений, коробочки которых склонны к нерастрескиванию. *а* — выросты.

Совершенно иначе ведут себя при высыхании коробочки, у которых рудименты центральных жилок плодолистиков с внешней стороны закрыты толстым слоем клеток мезокарпия (рис. 2, *В*); этот слой значительно повышает прочность стенок плода кунжута в зонах вскрытия. Коробочки с такими морфолого-анатомическими особенностями после высыхания, как правило, не растрескиваются. При этом следует отметить, что у первоначально выделенных линий, склонных к нерастрескиванию коробочек, обрастание слоем мезокарпия рудиментов центральных жилок имело место не у всех плодолистиков коробочки. Как правило, у одного из двух или четырех плодолистиков жилка оставалась открытой. Такие коробочки при высыхании растрескивались одной стороной, т. е. по открытому рудименту жилки плодолистика. В дальнейшем путем многократного индивидуального отбора с учетом морфолого-анатомического строения плода нам удалось отобрать ряд линий, у которых все центральные жилки плодолистиков в коробочках снаружи обрастали слоем мезокарпия толщиной в 8—12 клеток и более. У этих линий коробочки при высыхании полностью не растрескивались.

Чтобы убедиться, действительно ли нерастрескиваемость коробочек определяется наличием слоя мезокарпия, покрывающего снаружи рудимент центральной жилки плодолистика, нами был проведен несложный опыт. Для этого были взяты сырые коробочки с линии, характеризующейся нерастрескиванием плодов. У половины из них был сделан неглубокий продольный надрез против рудимента центральной жилки плодолистика с целью рассечь только слой мезокарпия, застилающий его снаружи. Другая половина коробочек оставалась в качестве контроля (без надреза). После высушивания тех и других коробочек в одинаковых условиях оказалось, что надрезанные коробочки растрескались, а не надрезанные — нет. Это со всей убедительностью доказало, что только слой мезокарпия, расположенный над рудиментом центральной жилки плодолистика, предохраняет коробочку от растрескивания.

Выводы

1. У коробочек кунжута, состоящих из двух плодолистиков, срастание последних происходит в узкой продольной плоскости их сечения.
2. В местах срастания плодолистиков, в слое мезокарпия, всегда наблюдается (особенно у основания коробочки) по две хорошо развитых боковых жилки — по одной от каждого края плодолистика. Такое парное расположение жилок служит ориентиром при определении места срастания плодолистиков (особенно у плодов с числом плодолистиков больше двух).
3. Вскрытие (растрескивание) двуплодолистикового плода осуществляется по широкой продольной плоскости его сечения и проходит всегда по рудиментам центральных жилок плодолистиков, а не по местам срастания плодолистиков.
4. Ложные перегородки не являются краями плодолистиков, как принято было их считать, а представляют собою выросты внутренней стенки плода, возникающие только против центральных жилок плодолистиков.
5. Растрескивание коробочек кунжута вызывается действием сил, возникающих в результате высыхания двух основных слоев стенок плода (перикарпия) — мезокарпия и эндокарпия, отличающихся между собой по типу тканей (присутствие-отсутствие паренхимы) и содержанию в них воды.
6. Склонность кунжута к нерастрескиванию коробочек проявляется лишь у форм, имеющих новообразования в виде бугорков или пластинок вдоль центральной жилки листа со спинной его стороны.
7. Нерастрескивание коробочек обусловливается только слоем мезокарпия, покрывающим рудименты центральных жилок плодолистиков снаружи.

ЛИТЕРАТУРА

Вакулин Д. Я. (1939). Механизм раскрывания коробочек при осыпании семян ляллеманции. ДАН СССР, 25, 9 : 785—787. — Вихирева-Василькова В. В. (1957). Об уродливости цветка и плода у *Rhamnus dahurica* Pall. Бот. журн., 42, 1. — Гвоздева З. В. (1952). Характеристика клещевины по растрескиваемости коробочек. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 29, 2 : 208—213. — Гильтебрандт В. (1931). Кунжут. — Гильтебрандт В. М. (1932). Кунжут *Sesamum indicum* L. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., сер. 9, 2. — Зайцев Г. С. (1924). Разновидности кунжута *Sesamum indicum* L., разводимого в Туркестане. Тр. по прикл. бот. и селекц., 13, 2 (1922—1923 гг.). — Ильина А. И. (1952). О причинах осыпания семян кунжута. Селекция и семеноводство, 6. — Ильина А. И. (1953). К вопросу осыпания «семян» у ляллеманции *Lallemantia iberica* v. *tipica* (Stev.) F. et M. Краткий отчет о научно-исследовательской работе ВНИИМК за 1952 г., Краснодар. — Козо-Полянский Б. М. (1937а). Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения. — Козо-Полянский Б. М. (1937б). Тератология цветка и новые вопросы его теории. Сов. бот., 6. — Козо-Полянский Б. М. (1945). Происхождение цветка *Cruciferae* в тератологическом освещении. Бот. журн. СССР, 33, 1. — Коновалов И. Н. (1948). Материалы к выявлению морфологической сущности явлений пролификации. Бот. журн., 33, 5 : 496—509. — Корчагина И. А. (1964). Сравнительное исследование способа распространения и внутренней морфологии семян некоторых березовых. Бот. журн., 49, 10 : 1487—1496. — Курсанов Л. И., Н. Л. Комарницкий, К. И. Мейер, В. Ф. Раздорский, А. А. Уранов. (1958). Ботаника. I. — Левина Р. Е. (1957). Способы распространения плодов и семян. — Петрахилев И. М. (1951). Случай аномалии цветков у яблони. Бот. журн., 36, 3. — Пухальская Н. Ф. (1966). Причины растрескивания плодов у зернобобовых и селекция на нерастрескиваемость. В сб.: Говорят молодые ученые, I. — Савченко М. И. (1938). Материал к анатомии осыпающихся и неосыпающихся форм тмина *Carum carvi* L. Бот. журн. СССР, 23, 5—6 : 397—402. — Савченко М. И. (1957). К вопросу о природе семязачатка покрытосеменных на примере махровой вишни *Cerasus vulgaris* Mill. f. flore pleno Hort. Тр. БИН АН СССР, сер. 7, Морфология и анатомия растений, 2. — Савченко М. И. (1957б). О природе плодолистика покрытосеменных растений. Тр. БИН АН СССР, сер. 7, Морфологя и анатомия растений, 2. — Синнот Э.

(1963). Морфогенез растений. — Тахтаджян А. Л. (1964). Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. — Тутаюк В. X. (1952). Анатомо-морфологический анализ махровости покрытосеменных. Тр. БИН АН СССР, сер. 7, 3. — Федоров Ал. А. (1947). Случай аномалии в строении цветка тюльпана. Сов. бот., 15, 5.— Федоров Ал. А. (1949). Случай аномалии у *Salix caprea* L. и вероятное его истолкование. Бот. журн., 34, 3. — Федоров Ал. А. (1958). Тератология и формообразование у растений (Комаровские чтения, 11). — Шмаргонь Є. М. (1949). Діагностика нерозтріскування коробочок рицини *Ricinus communis* L. на підставі морфології бутонів. Доповіді академії наук УССР, 1. — Штекер А. (1936). Случай пролификации у гулявника. Бот. журн. СССР, 21, 4. — Яковлев М. С. (1932). О раскрывании бобов рода *Trifolium* L. Бот. журн. СССР, 17, 1. — Яковлев М. С. (1938). Ранняя диагностика осыпающихся и неосыпающихся форм тмина. Бот. журн., 23, 5—6 : 403—407. — Ashri A., G. Ladijinski. (1964). Anatomical effects of the capsule dehiscence alleles in sesame. Crop Science, 4, 2 : 136—138. — Nakamura Hiroshi, Takashi Sato. (1957). Хёго нака дайгаку кенкю хококу Ногакухэн. Sci. Kepts Hyogo Univ. Agric. Ser. Agric., 3, 1 : 26—29.

Всесоюзный
научно-исследовательский
институт масличных культур,
Краснодар.

(Получено 25 XII 1968).

УДК 581.821.2 : 633.812.754 : 547.913

Е. Г. Шоферистова

РАЗВИТИЕ ЭФИРНОМАСЛИЧНЫХ ЖЕЛЕЗОК *LAVANDULA VERA* DC., *L. SPICA* L. И БИОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ ЭФИРНОГО МАСЛА

С 2 рисунками

E. G. SHOFERISTOVA. THE DEVELOPMENT OF THE ESSENTIALOIL GLANDS IN *LAVANDULA VERA* DC. AND *L. SPICA* L. WITH SPECIAL REFERENCE TO THE BIOLOGICAL ROLE OF THE ESSENTIAL OIL

В статье рассматривается вопрос о локализации эфирномасличных железок на различных органах двух видов лаванды и их гибрида, формировании железок и продуцировании ими эфирного масла. Наблюдавшаяся авторами стимуляция прорастания пыльцы в случаях применения микродоз эфирного масла растений указывает на возможное биологическое его значение.

В Крыму, и в частности в Никитском ботаническом саду (НБС), в широком плане развернута селекционная работа с эфирномасличными растениями. Здесь получены перспективные сорта лаванды и лавандина с высоким содержанием эфирного масла и ланалилацетата в нем.

Наряду с упомянутыми выше практическими задачами возникли вопросы теоретического характера, одним из них является изучение органов маслообразования. Интерес к этим органам, развивающимся у различных растений, привлекал внимание многих исследователей (см. «Литература»). Однако до сих пор окончательно не выяснены: компонентный состав эфирных масел, биосинтез, механизм их выделения, роль эфирных масел в биологии растения (Мирославов, 1965).

Данная работа посвящена исследованию следующих вопросов: из каких клеток, в результате делений какого типа и на каком этапе развития растения образуются эфирномасличные железки; какова их локализация на органах в процессе дифференциации; как совершается процесс накопления масла в отдельной железке. Кроме того, рассматривалась возможная роль эфирного масла лаванды в некоторых процессах развития растения.

Объект и методика

Эфирномасличные железки мы исследовали в 1968—1969 гг. у лаванды настоящей, лаванды колосковой и их гибрида — лавандина, произрастающих в коллекционных насаждениях отдела эфирномасличных культур НБС. Железки наблюдались на листьях, на цветоносах, прицветниках, чашечках, венчиках и тычинках не реже одного раза в декаду. Материал анализировался в период от заложения соцветия до созревания семян. В качестве фиксаторов служили жидкости Карнуа и Навашина. Постоянные препараты готовились по общепринятой цитологической методике. Срезы делались толщиной 16 микрон, окраска препаратов — по Гейденгайну. Анатомо-морфологическое строение и тип деления железок изучались также и на временных препаратах, окрашенных ацетожелезогематоксилином (Wittmann, 1962). Размеры железок определялись с помощью окуляр-микрометра, подсчет их проводился по методике Нестеренко (1934). Последовательные стадии развития железок зарисовывали с помощью рисовального аппарата РА-4 при увеличении микроскопа 15×90.

Наличие эфирного масла в железках определяли гистохимическими методами на живом материале с помощью судана III, альканны, уксуснокислой меди, 1% осмиевой кислоты, концентрированной соляной и серной кислот, ацетожелезогематоксилина. Ацетожелезогематоксилиновый метод состоял в односуточной фиксации материала в спиртово-уксусном растворе 3 : 1, а затем в одно-, двухсуточном пребывании его в окраске и заключении в просветляющую смесь Гойера. Достоверность наличия эфирного масла в железках, в полости, окружающей пыльцевые зерна, и в их цитоплазме при ацетожелезогематоксилиновом окрашивании проверяли путем сравнения сходной окраски, полученной от воздействия тем же красителем на чистое эфирное масло (лаванды, мяты, шалфея). При воздействии тем же реактивом на жирные масла (оливковое, миндальное, подсолнечное) изменения окраски не происходило.

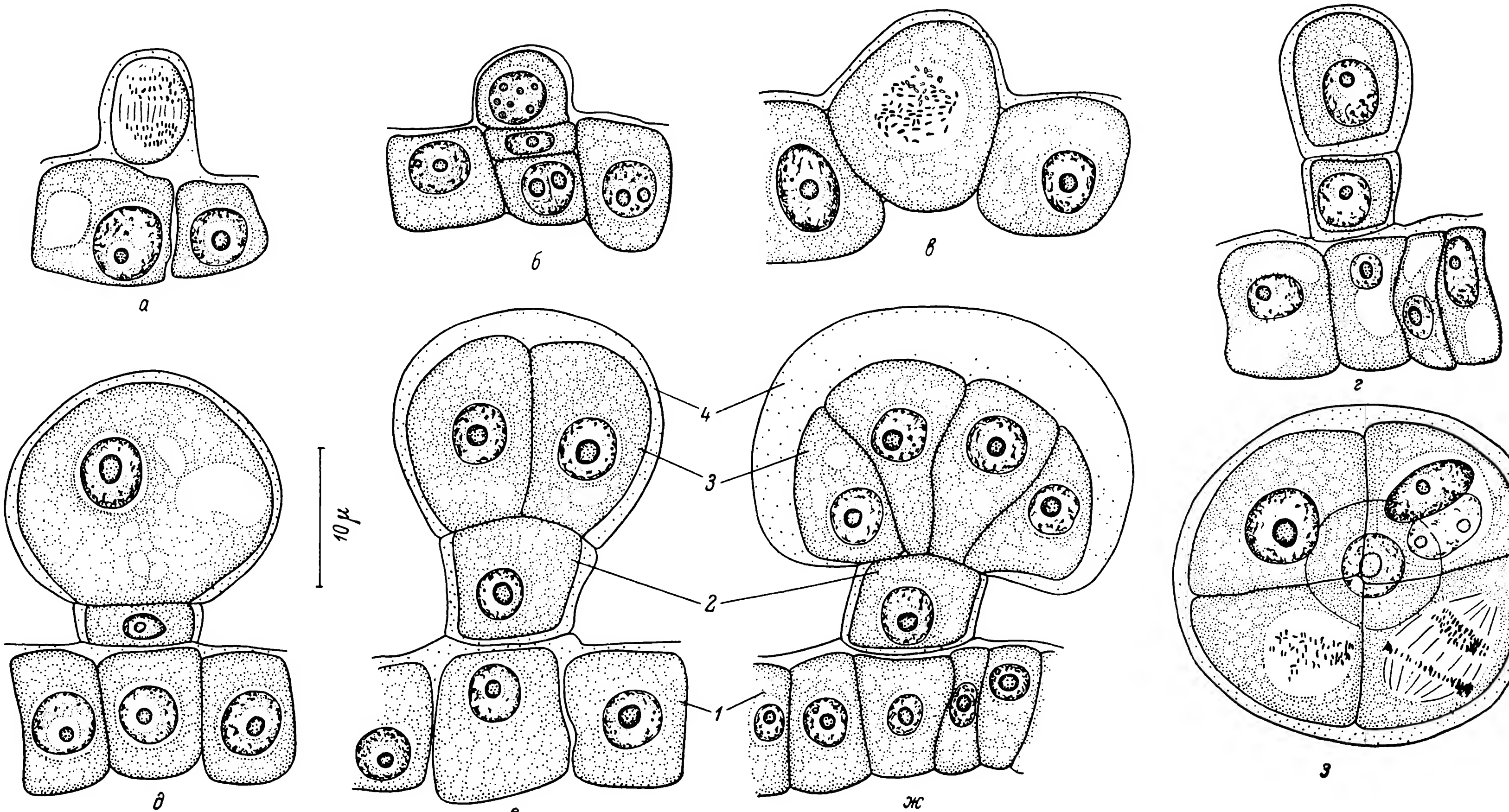
Результаты исследования

Исследование позволило установить возникновение маслообразующих железок на листьях, цветоносах и зачаточных листочках побега в стадии начала заложения меристематического бугорка соцветия. Железки образуются путем выпячивания эпидермальных клеток и последующего митотического деления их (рис. 1, *а*, *в*). Обычно итогом первого деления являются две клетки. Нижняя из них вначале располагается между двумя клетками эпидермиса, а позже — над его поверхностью и является основанием — ножкой железки. Верхняя же клетка имеет булавовидную форму и образует апикальную часть — головку железки (рис. 1, *г*, *д*). По терминологии ряда авторов (Обухов, Кондрацкий, 1946; С. С. Винская, 1949, и др.), эфирномасличные железки называют «щитовидными железистыми чешуйками».

Интересно отметить, что иногда в ядрах эпидермальных клеток наблюдалось несколько (до семи) ядрышек (рис. 1, *б*). Общеизвестно, что ядрышки в основном состоят из РНК и фосфолипидов. Множественность ядрышек в клетках железистых тканей можно объяснить повышенным содержанием в них РНК. Е. А. Михайлова (1969) указывает, что высокое содержание как ДНК, так и РНК связано с повышенным уровнем синтетических процессов секреторной клетки. Следовательно, количество ядрышек говорит об активности синтетических процессов эфирномасличной железки.

В то же время в некоторых железистых клетках лаванды наблюдалось два ядра. Это, возможно, результат еще не произошедшего в клетках цитокинеза. Михайлова отмечает, что секреторным клеткам свойственна соматическая полиплоидизация, она связана с уменьшением количества железистых клеток на данном органе. При полиплоидии перед началом секреции содержание ДНК в большинстве железистых клеток увеличивается. Наши данные согласуются с исследованиями Михайловой также в том, что популяция клеток после окончания секреции по количеству ДНК в ядре оказывается более выровненной.

На молодых, растущих частях листа и цветоноса, зачаточных листьях побега и прицветниках преобладают одно- и в меньшей степени двуклеточные головчатые железки, сидящие на одно- или двуклеточной ножке. Наглядным примером служит зачаточный лист вегетирующей почки, в верхней трети его поверхности наблюдались железки только с одноклеточной головкой и одно-, двуклеточной ножкой; в ниже расположенной части листа насчитывалось около 90% железок с одноклеточной и 10% с двуклеточной головкой.


а
б
в
г
д
е
ж
з
1
2
3
4
10 μ

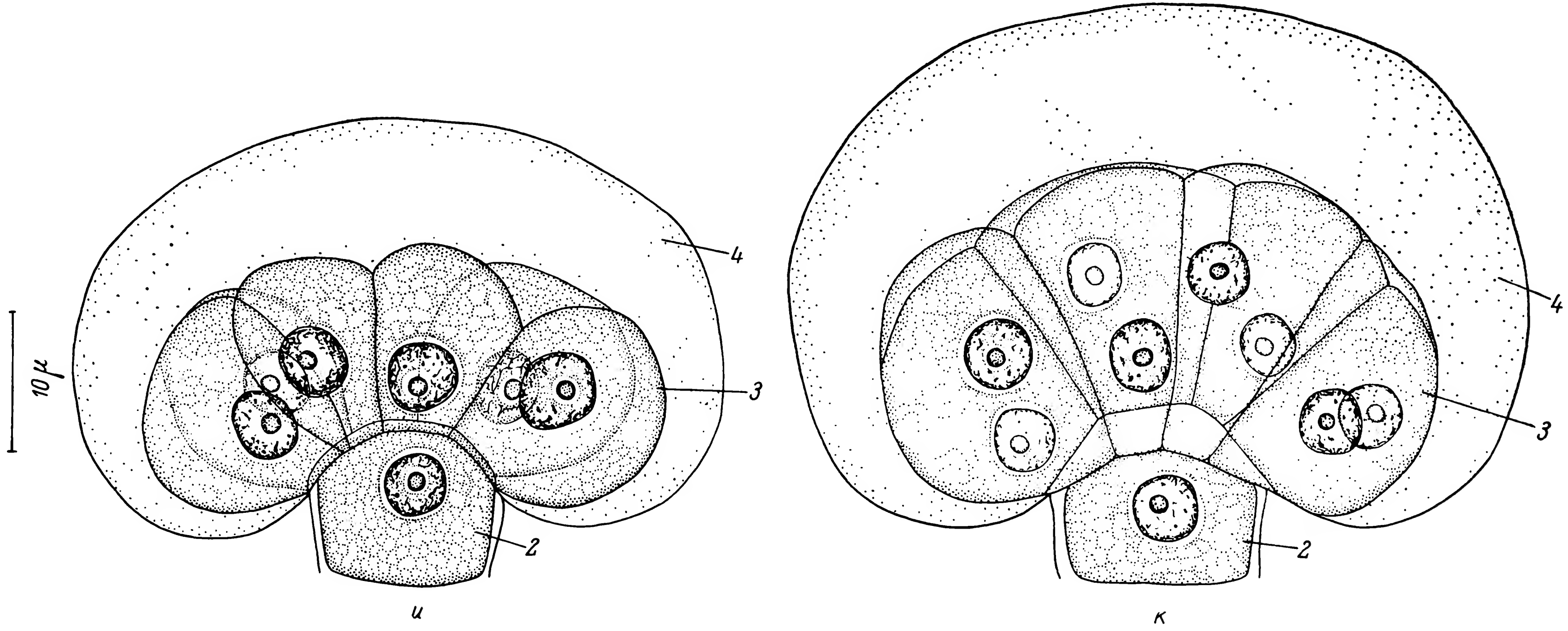


Рис. 1. Онтогенез эфирномасличных железок *Lavandula*.

а — выпячивание клетки эпидермиса и анафаза митоза в ней; *б* — ядро эпидермальной клетки с семью ядрышками; *в* — две метафазные пластинки в ядре клетки, дающей начало железке, затушеванные хромосомы принадлежат верхней метафазной пластинке, не затушеванные — нижней; *г* — начало развития одноклеточной апикальной части железки; *д* — железка с одноклеточной головкой (более поздняя стадия развития); *е* — эфирномасличная железка с двуклеточной головкой и одноклеточной ножкой; *ж* — железка с четырехклеточной головкой, покрытой кутикулярной оболочкой; *з* — четырехклеточная головка железки (вид сверху), асинхронное деление ядер в ее клетках, в центре просматривается клетка ножки; *и*, *к* — шести- и восьмиклеточные апикальные части железки, сидящие на одноклеточной ножке (вид сбоку);

(см. продолжение)

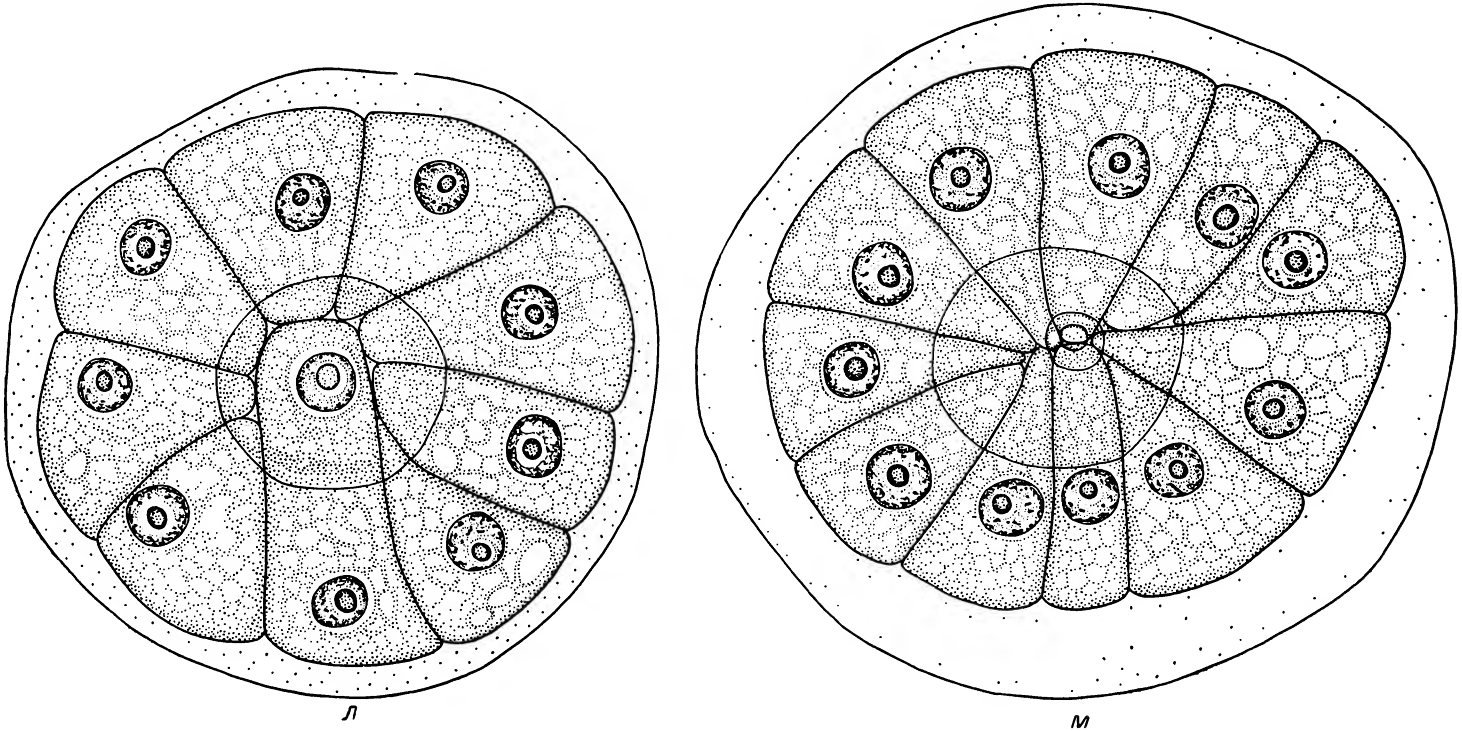


Рис. 1 (*продолжение*)

л, м — девяти- и одиннадцатиклеточные головки железок (вид сверху), в центре, снизу, видна клетка ножки. *1* — клетки эпидермиса; *2* — ножка железки; *3* — клетки апикальной части железки (головки); *4* — субкутикулярная полость — «резервуар» для эфирного масла.

Значительное количество маслообразующих железок отмечалось и на цветоносе. Их число снизу вверх по его длине резко возрастает.

По мере роста органов растения на них последовательно появляются дву-, четырех- и восьмиклеточные апикальные части железок (рис. 1, е—*к*). Ножка железки при этом заметно не изменяется и остается одноклеточной (рис. 1, *г-ж, и, к*). Измерениями установлена величина железок. Размеры одноклеточных головок равны 10—20×10 мк; двуклеточных — 20—40×12—16, четырехклеточных — 40—80×17—23 и восьмиклеточных — 80—130×25—35 мк. Величина одноклеточной ножки у малоклеточной железки равна 3—5×4—6 мк и у многоклеточной — 12—17×18 мк.

Митозы в клетках головчатой части железок проходят не синхронно. В результате этого иногда наблюдаются головки железок с промежуточным числом клеток, равным трем или шести (рис. 1, *и*). Цитоплазма клеток, входящих в состав железок, имеет тонкозернистое строение. Нередко в ней можно наблюдать более или менее крупные вакуоли. Ядра клеток округлой или слегка овальной формы. По периферии кариоплазмы видна хроматиновая зернистость в виде глыбок разных очертаний и компактных точек. Ядрышко округлой формы, окружено светлой зоной плазмы. Морфология клеток железки указывает на их физиологическую активность.

На прицветнике число железок меньше, чем на нижней стороне листа. Максимальное количество их содержит чашечка цветка. На ранних стадиях морфогенеза здесь имеются одно-, четырех- и реже восьмиклеточные головчатые железки. Иногда у лаванды (клон № 13) наблюдались девяти- и одиннадцатиклеточные апикальные части железок (рис. 1, *л, м*). По мере дифференциации чашечки цветка количество многоклеточных железок на ней в результате онтогенеза возрастает. Наибольшее их число с восьмиклеточной головкой находится в межреберье наружной стороны чашечки цветка. Это подтверждает данные ряда авторов (Нестеренко и Книшевецкая, 1934; Нестеренко и Гудков, 1937), предложивших шкалу предварительного отбора перспективных форм лаванды по количеству железок на чашечке цветка.

Маслообразующие железки неравномерно располагаются в межреберье чашечки цветка, последняя имеет 13 ребер. Наиболее густо они сидят в средней части межреберья, где наблюдаются и самые крупные размеры железок, к краям количество их уменьшается. В среднем на одно межреберье у лаванды настоящей в фенофазе раскрытого цветка насчитывалось от 34 до 56, у лаванды колосковой — от 32 до 48 и у лавандина № 21 — от 38 до 67 эфирномасличных железок.

К моменту цветения клетки, входящие в состав железки, содержат, как правило, по одному ядру и ядрышку. Это подтверждает данные Михайловой (1969) о том, что полиплоидные ядра подвергаются деформации раньше диплоидных. После цветения у большинства эфирномасличных железок происходит разрушение ядра и наступает лизис клеточных стенок. Вследствие развития зародыша и разрастания чашечки цветка происходит некоторое сближение ее ребер, вследствие чего железки сдавливаются, кутикула железки при этом часто лопается. Эфиры таких железок улетучиваются, число железок на межреберье уменьшается. Этим можно частично объяснить, что выход масла, согласно ряду авторов, у лаванды после цветения уменьшается.

Венчик с внутренней стороны имеет в основном одноклеточные головчатые железки, расположенные на коротких прямых или на очень длинных извилистых ножках, состоящих из двух клеток. Эти железки находятся у входа в зев венчика, несколько выше места прикрепления тычинок. Расположение и строение железок венчика говорит о том, что они, вероятно, служат для удержания пыльцы в момент опыления. Выше зубчиков чашечки наружная сторона венчика также имеет одно-, восьмиклеточные железки, число их незначительно.

На тычинке железки такого же типа появляются в фазе материнских клеток пыльцы пыльника. Количество железок здесь самое меньшее по сравнению с другими органами растения. Железки скученно сидят на связнике со стороны, противоположной растрескиванию пыльников при их созревании (рис. 2). При дальнейшем развитии пыльников, когда в них отмечается одно-, трехклеточная пыльца, на тычинке имеются железки только с восьмиклеточной головкой. В это время эфирное масло появляется в полости пыльника, окружающей пыльцу, и в пыльцевых зернах. Хотя общее число железок с момента их образования на тычинке не изменяется, но число железок с восьмиклеточной головкой (в процессе их онтогенеза) увеличивается.

Наличие маслообразующих железок с восьмиклеточной апикальной частью на тычинке, увеличение их количества и размеров в процессе онтогенеза к моменту созревания пыльцы, а также появление эфирного масла в полости пыльника, окружающей пыльцевые зерна, и в плазме пыльцевых зерен говорит о биологической роли эфирного масла. Добавление следов эфирного масла к питательной среде резко повышало прорастание пыльцы разных сроков хранения и увеличивало длину пыльцевых трубок. На искусственной среде без эфирного масла в тех же вариантах посева пыльцы, хранившейся при пониженных температурах около шести месяцев, прорастания не наблюдалось. Удивительным оказался также тот факт, что при просмотре прорастания пыльцы на рыльце пестика лаванды при окраске ацетожелезогематоксилином обнаружено эфирное масло в виде капель секрета.

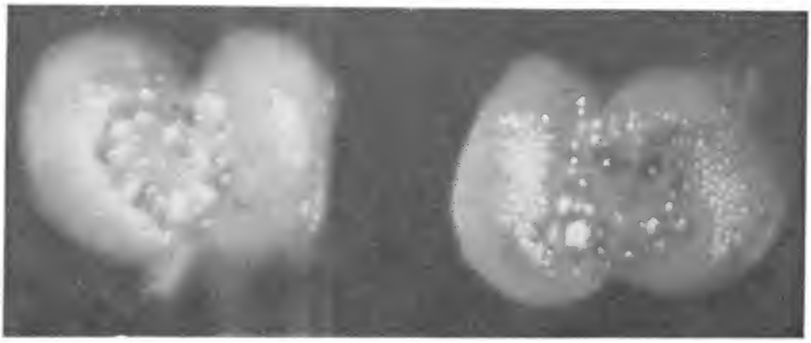


Рис. 2. Маслообразующие железки на связнике тычинки лаванды. (МБИ-1, увел. 7×4).

Лаванда, согласно литературным данным (Нестеренко и Гудков, 1937; Нилов, 1938; Нестеренко, 1939; Обухов и Кондрацкий, 1946; Зюков, 1968, и др.), относится к растениям, накапливающим эфирные масла в цветках и вегетативной массе.

Из указанных в методике реакций определения эфирного масла в отдельной железке наиболее четкие положительные результаты получены при окраске ацетожелезогематоксилином. Субкутикулярный секрет железки при этом окрашивается в яркий оранжево-желтый цвет. Для проверки того, что гистохимическая реакция обнаруживает эфирные, а не жирные масла в полости, окружающей пыльцевые зерна в пыльнике, и в самих пыльцевых зернах, в небольшую парфюмерную пробирку помещали эфирные масла растений сем. Губоцветных: лавандовое, мятное и шалфейное. В отличие от эфирных масел, взятые для сравнения жирные масла (оливковое, миндальное, подсолнечное) при воздействии тем же реактивом не изменяли своей окраски. Проверку тех же эфирных и жирных масел проводили также и путем их подогрева над спиртовкой на предметном стекле. При этом эфир из эфирного масла испарялся и после остывания на стекле оставалась твердая пленка. Жирные масла после подогрева окончательно не испарялись. Окончательные же данные наличия и состава эфирного масла в железках и репродуктивных органах могут быть подтверждены биохимическим анализом. В этом плане, с учетом числа имеющихся типов железок на органах лаванды по стадиям развития, будет проводиться комплексная работа совместно с лабораторией массовых анализов отдела эфирномасличных культур НБС.

Гистохимические исследования показали, что образование масла начинается в тот момент, когда железка имеет еще одноклеточную головку. Масло наблюдается в виде оранжево-желтого окрашивания в субкутикулярной полости головки и диффузно рассеяным в цитоплазме обеих клеток железки (ножки и головки). На стадии дву- и четырехклеточной апикальной части железки количество масла становится большим и окрашиваемость его ярче. Самое высокое содержание эфирного масла наблюдалось на стадии восьмиклеточной головчатой железки, масло здесь расположено диффузно в цитоплазме клеток железки и в виде яркого оранжево-желтого окрашивания в субкутикулярной полости. Кутикула покрывает сверху клетки апикальной части железки, а пространство между кутикулой и клетками головки является резервуаром хранения эфирного масла (рис. 1, *к*).

Преобладающее число эфирномасличных железок на чашечке цветка и самый большой выход масла в момент цветения, в период наиболее жизненноважных этапов развития растения — опыления и оплодотворения, возможно, связано у лаванды с ролью эфирных масел в данных процессах. По-видимому, в момент цветения эфирное масло лаванды как ароматическое вещество служит для привлечения насекомых-опылителей.

Кроме того, некоторые исследователи (Нестеренко и Гудков, 1937; Нилов, 1938; Винская, 1949; Treibs и др., 1955, и др.) указывают на связь эфирных масел с процессами транспирации. Воздух, насыщенный парами эфирного масла, менее проницаем для тепловых лучей и предохраняет растения от чрезмерного охлаждения и лучепреломления. На основании приведенных данных и факта максимального наличия масла в момент цветения можно предположить, что оно выполняет также роль регулятора температуры и влажности внутри цветка как в период формирования генеративных органов, так и при совершении процессов опыления — оплодотворения.

Имеются указания (Treibs и др., 1955), что эфирные масла являются факторами роста. Проводятся аналогии (Gattefosse, 1937) между ролью гормонов в животном мире и эфирных масел у растений. И. Н. Голубинский (1951), исследуя прорастание пыльцы в присутствии цветков и лепестков того же вида у покрытосеменных растений, отмечал стимулирующее действие летучих выделений цветка и отсутствие стимуляции при удалении околоцветника и тычинок во время кастрации.

Интересны исследования Т. Кезели (1938), установившей наличие эфирного масла в тканях различных органов лаванды в течение всего года. Зимой масло в виде капель присутствует в клетках коровой паренхимы корня и у основания стебля. Весной оно переходит в стебель и листья. Максимум его наблюдается в цветках во время цветения, а затем второй максимум отмечен во всех исследуемых органах при созревании плодов.

Т. В. Щепкина (1928), Эсау (Esau, 1953), Н. Н. Карташова (1959) и другие считают, что различные вещества, независимо от их химического состава (будь то эфирное масло, смола, бальзам или секреторная жидкость на рыльце пестика), образуются внутри клетки. А. Е. Васильев (1966) методом электронной микроскопии установил роль внутриклеточных элементов (аппарата Гольджи и эндоплазматической сети) в образовании секрета растений.

А. Н. Обухов и А. Л. Кондрацкий (1946) констатируют, что каким бы путем не образовывалось эфирное масло, состав его в течение жизни растения претерпевает целый ряд химических изменений. Цикл превращений эфирного масла всегда один и тот же. Он зависит от функций растения, от появления или исчезновения тех или иных органов. Процессы превращения масел в течение вегетационного периода в различных органах неодинаковы, но характерны для определенного органа.

У исследованных видов лаванды и лавандина строение, онтогенез и локализация эфирномасличных железок сходны. Различия заключаются лишь в их количестве на одноименных органах. Лавандин, растение гетерозиготное, содержит большее число железок на чашечке цветка, чем изучаемые виды лаванды.

Эфирномасличные железки, судя по их внутриклеточной структуре, являются активными образованиями. Факт наличия эфирного масла в пыльнике в момент формирования и созревания пыльцы, в самой пыльце в это же время, а также на рыльце пестика в момент опыления, косвенно указывает на стимулирующую роль и возможное участие его в репродуктивных процессах у лаванды.

На основании вышеизложенного можно сделать следующие выводы.

У лаванды настоящей, лаванды колосковой и лавандина эфирномасличные железки образуются на самых ранних этапах развития органа путем выпячивания эпидермальных клеток и следующих друг за другом митотических делений их. В результате первого деления возникают две клетки. Базальная клетка является ножкой железки, из апикальной формируется головка, проходящая последовательно: одно-, дву-, четырех- и восьмиклеточные стадии развития.

Митозы в апикальной части железки проходят асинхронно. В клетках одной эфирномасличной железки наблюдался еще неначавшийся, незаконченный и уже произошедший цикл деления.

Цито-морфологическое строение клеток железки указывает на их физиолого-биохимическую активность.

Локализация железок на исследуемых органах в процессе дифференциации растения неодинакова и имеет такую последовательность. Максимальное количество эфирномасличных железок сосредоточено в межреберьях внешней стороны чашечки цветка. Меньшее их число содержится на верхней части цветоноса, еще меньшее — на нижней стороне листа, затем на прицветнике, незначительное — на верхней наружной стороне венчика и, наконец, — на тычинке.

Измерениями установлена величина железок. Размеры одноклеточных головок равны 10—20×10 мк, двуклеточных — 20—40×12—16, четырехклеточных — 40—80×17—23 и восьмиклеточных — 80—130×25—35 мк. Величина одноклеточной ножки у малоклеточной железки равна 3—5×4—6 мк и у многоклеточной — 12—17×18 мк.

На стадии одноклеточной головки железка имеет субкутикулярную полость, которая в дальнейшем увеличивается и у многоклеточной железки становится резервуаром для эфирного масла.

Эфирное масло обнаружено ацетожелезогематоксилиновым методом уже в одноклеточной головчатой железке в виде яркого оранжево-желтого окрашивания под оболочкой апикальной части и диффузно рассеянным в цитоплазме ее клеток. Количество масла в онтогенезе железки увеличивается и наибольшее содержание его обнаруживается под оболочкой восьмиклеточной апикальной части.

Проведенные гистохимические исследования накопления и локализации эфирных масел в цветке лаванды показывают, что в процессе онтогенеза тычинки масло появляется в полости пыльника, окружающей пыльцевые зерна, и в самих пыльцевых зернах ко времени их созревания. Эфирное масло обнаружено на рыльце сформированного пестика. Добавление следов эфирного масла к питательной среде резко повышало прорастание пыльцы в искусственных условиях и увеличивало длину пыльцевых трубок лаванды. Следовательно, эфирное масло и в естественных условиях, возможно, выполняет биологическую роль, способствуя росту пыльцевых трубок в пестике. Оно, вероятно, также сохраняет необходимую температуру и влажность внутри цветка, а запах масла способствует привлечению насекомых-опылителей.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев А. Е. (1966). Некоторые особенности субмикроскопической структуры секреторной системы растений в связи с ее функциональным значением. Растит. ресурсы, 2, 3 : 331—340. — Винская С. С. (1949). Структура железистых органов губоцветных. Изв. Зап.-Сиб. фил. АН СССР, 3, 1 : 59—72. — Голубинський И. М. (1951). Вплив летючих виділень квитки на проростання пилкових зерен у покритонасінних рослин. Ботанічний журн., 7, 4 : 61—66. — Зюков Д. Г. (1968). Краткие итоги и перспективы производства эфирных масел. Эфирномасличное сырье и технология эфирных масел. Тр. ВНИИЭМК, 1. — Карташова Н. Н. (1959). Об эфирномасличных железках на нектарниках вида рода *Scutellaria* (*Labiatae*) и их биологическом значении. Изв. Томск. отд. Всесоюзн. бот. общ., IV : 105—109. — Кезели Т. (1938). О сезонном изменении содержания эфирных масел в тканях некоторых растений. Тр. Тбилисск. бот. сада, II, 7 : 115—130. — Мирославов Е. А. (1965). Некоторые анатомо-физиологические особенности трихом цветка сем. Норичниковых в связи с выполняемыми ими функциями. В кн.: Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. — Михайлова Е. А. (1969). Количество ДНК в ядрах клеток секреторной ткани нектарника гречихи в связи с его функцией. Биолог. науки, 8 : 126—130. — Нестеренко П. А. (1939). Лаванда и лавандины. Тр. Никитск. бот. сада, 18, 2. — Нестеренко П. А. и Е. И. Гудков. (1937). Количественная и качественная изменчивость лаванды *Lavandula vera* DC. в связи с географическими опытами. Тр. ВНИЭМП, 2 : 3—44. — Нестеренко П. А. и Т. И. Книшевецкая. (1934). О методах селекции эфирномасличных культур. Соц. растениеводство, 12 : 37—46. — Нилов В. И. (1938). Биохимия лаванды. Биохимия культ. раст., IV : 5—30. — Обухов А. Н., А. Л. Кондрацкий. (1946). Технология эфирномасличного производства.— Щепкина Т. В. (1928). Микрохимические исследования локализации смолы и эфирного масла в листьях табака и иглах хвойных. Изв. Гл. бот. сада, 3, 27 : 274—292. — Esau K. (1953). Plant Anatomy : 153—159. — Gattefosse R. M. (1937). Les Huiles essentielles, Hormones végétales. La parfumerie moderne, 31, 2 : 57—59. — Treibs W. (1955). Biogenesis or physiological significance of essential oils. Perfumery and essential oils record. 7. — Schnarf K. (1918). Beiträge zur Kenntnis der Samen Entwicklung der Labiaten. Denkschriften, 94. — Wittmann W. (1962). Aceto-iron-haemotoxylin for staining cromosomes in Squashes of Plant Material. Stain Techn., 37, 1.

Государственный
Никитский ботанический сад,
Ялта.

(Получено 14 X 1969).

УДК 581.526.45 (571 : 53/55)

Н. А. Журавлева, Н. Ф. Гринева и А. А. Горшкова

СОДЕРЖАНИЕ АЗОТА И ФОСФОРА В СТЕПНЫХ РАСТЕНИЯХ ЗАБАЙКАЛЬЯ

С 1 рисунком

N. A. ZHURAVLIOVA, N. F. GRINIOVA AND A. A. GORSHKOVA.
NITROGEN AND PHOSPHORUS CONTENT IN STEPPE PLANTS OF TRANSBAIKALIA

Прослежена динамика содержания азота и фосфора по сезону у 10 видов — представителей различных экологических групп, характерных для степного Забайкалья. Результаты показали, что уровень содержания и характер динамики этих элементов находится в тесной связи со степенью ксероморфности растений, ритмикой их сезонного развития и уровнем оводненности тканей.

Показано, что уровень содержания элементов тем ниже, чем ксероморфнее вид, а темп их снижения тем быстрее, чем короче вегетационный период.

Степи Юго-Восточного Забайкалья в экологическом отношении весьма своеобразны, природные условия этой территории довольно суровы. Климат резко континентальный, самый теплый месяц июль имеет среднемесячную температуру +20.3°, средняя температура самого холодного месяца января —27.4°; по многолетним данным среднегодовая температура отрицательная, —2.2°.

Территория Юго-Восточного Забайкалья относится к числу аридных. Среднегодовое количество осадков 276 мм (метеостанция Оловянная) со значительными колебаниями в отдельные годы. Осадки распределяются очень неравномерно, до 80% выпадает в июле и августе, эти же месяцы являются и самыми жаркими в году. Продолжительность безморозного периода невелика — 110—120 дней, что обусловливает очень короткий вегетационный период — 150—160 дней. Одной из климатических особенностей района является большая продолжительность солнечного сияния, средняя величина ее 7.1 час. в сутки; по этому показателю Забайкалье занимает одно из первых мест в Советском Союзе (Агроклиматический справочник, 1959).

Изучение химизма растений, принадлежащих к различным экологическим группам, проводилось в Онон-Аргуньской степи на стационаре Сибирского института физиологии и биохимии растений СО АН СССР, расположенном на левобережье р. Онон (Читинская область, окрестности с. Кункур).

Для района стационара наиболее характерны темнокаштановые и каштановые промытые почвы. Они имеют легкий механический состав, маломощный гумусовый горизонт с малым содержанием гумуса, слабую прогреваемость. Неравномерное распределение малого количества осадков не обеспечивает оптимального запаса влаги на протяжении всего вегетационного сезона, поэтому периоды с хорошим увлажнением почвы сменяются периодами, когда в поверхностном слое почвы устанавливается влажность, близкая к влажности завядания (Бузлукова и др., 1964). Характерной особенностью этих почв является наличие слоя вечной мерзлоты, который оказывает влияние на их температурный режим.

Своеобразные природные условия не могли не сказаться на характере растительности степей. Наибольшее распространение здесь имеют нителистниковые разреженные степи, эндемичные для Забайкалья. Весьма характерны также ковыльные и вострецовые степи (Лавренко, 1956).

Основной задачей нашей работы было определение динамики азота и фосфора в растениях типчаково-нителистниковой ассоциации.

Был произведен анализ 9 основных видов, масса которых по весу составляет до 50% от всей зеленой массы типчаково-нителистникового сообщества.

1) эуксерофиты — узкодерновинные злаки *Festuca lenensis, Stipa baicalensis*;

2) мезоксерофиты — *Polygonum angustifolium, Stellera chamaejasme, Gypsophila dahurica*;

3) криоксерофиты — *Filifolium sibiricum, Pulsatilla turczaninovii;*

4) ксеромезофиты — *Sanguisorba officinalis, Serratula centauroides.*

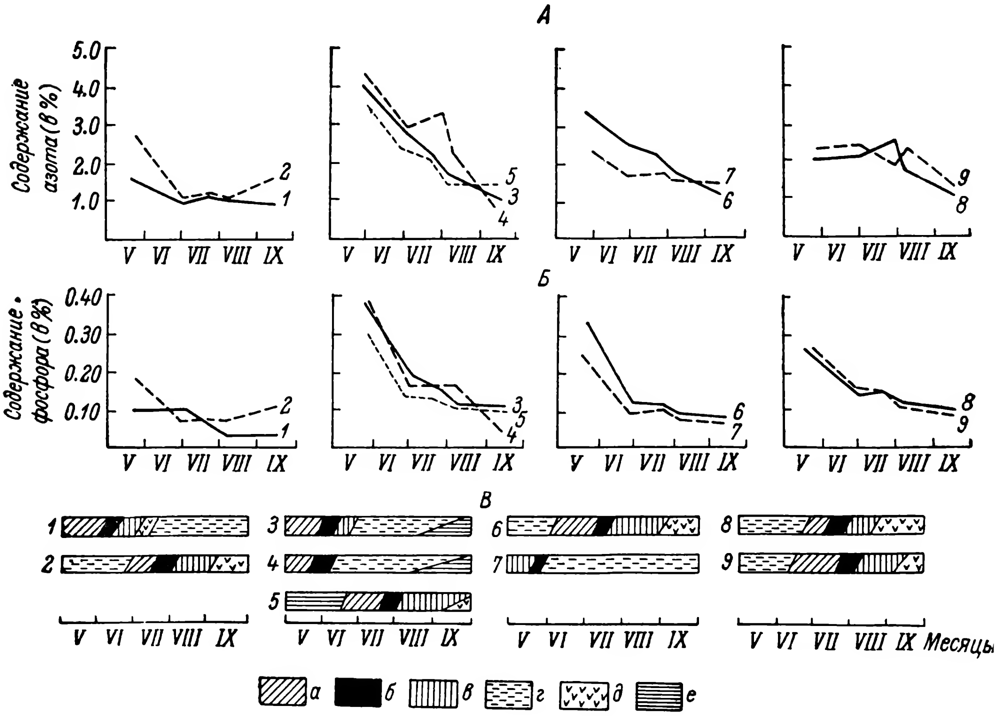
В результате комплексного подхода к изучению степных растений, ритмики их развития и водного режима наметились определенные связи между упомянутыми сторонами их биологии (Горшкова, 1966). При общей тенденции растений к ускоренному развитию в связи с неблагоприятными условиями среды анализируемые группы растений существенно различаются по ритмике сезонного развития.

Самый короткий период вегетации наблюдается у мезоксерофильных растений (3—3.5 мес.). Растения других экологических групп имеют более продолжительный период вегетации (5—5.5 мес.). Изучение отдельных сторон водного режима в условиях стационара показало, что группе эуксерофитов свойственны более низкая интенсивность транспирации (0.42—0.92 г/г час) и низкая общая оводненность листьев (49.8—61.9%).

Растения группы крио- и мезоксерофитов, а также ксеромезофитов имеют, в противоположность первой группе, высокую интенсивность транспирации, близкую в количественном отношении общую оводненность тканей, значительно превышающую оводненность листьев предыдущей группы растений (65—75%) (Горшкова, 1966).

Особенности водного режима и ритмики развития у растений различных экологических групп оказали влияние на характер накопления и использования элементов минерального питания (см. рисунок).

У всех изученных растений максимум содержания азота и фосфора наблюдается в начале вегетации, а к осени количество этих элементов постепенно снижается (см. таблицу). Однако по абсолютному содержанию элементов и темпам снижения их содержания на протяжении вегетационного периода растения различных экологических групп существенно различаются между собой. Наибольшее количество азота и фосфора в начале вегетации содержат листья коротковегетирующих мезоксерофильных растений: *Polygonum angustifolium* — 4.12±0.01% азота и 0.376±0.10% фосфора, *Stellera chamaejasme* — 4.24±0.19% азота и 0.399±0.008% фосфора. Для эуксерофитов, имеющих более растянутый период вегетации, характерно невысокое содержание этих элементов, листья *Stipa baicalensis* содержат в начале вегетации 2.70±0.13% азота и 0.183±0.016% фосфора, листья *Festuca lenensis* содержат 1.58±0.22% азота и 0.100±0.017% фосфора.



Сезонная динамика азота (*А*) и фосфора (*Б*) в листьях и сезонный ход развития (*В*) степных растений Забайкалья.

1 — *Festuca lenensis*, 2 — *Stipa baicalensis*, 3 — *Polygonum angustifolium*, 4 — *Stellera chamaejasme*, 5 — *Gypsophila dahurica*, 6 — *Filifolium sibiricum*, 7 — *Pulsatilla turczaninovii*, 8 — *Sanguisorba officinalis*, 9 — *Serratula centauroides*. *а* — бутонизация, *б* — цветение, *в* — созревание семян, *г* — вегетация, *д* — плодоношение, *е* — отмирание. (Порядковый номер растений в феноспектрах тот же).

Растения группы криоксерофитов и ксеромезофитов по накоплению и характеру динамики азота и фосфора занимают промежуточное положение между ксеромезофильными и мезоксерофильными видами (см. рисунок). Заметим, что подобная же зависимость содержания азота от степени ксерофильности растения была установлена И. Е. Знаменским (1948), Ю. М. Днепровским (1967) и др.

Из приведенных данных видно, что у мезофильных коротковегетирующих видов происходит снижение содержания азота и фосфора к концу вегетации в 4—4.5 раза, в то время как у растений с более растянутым периодом вегетации снижение значительно меньше. В частности, у криоксерофитов *Filifolium sibiricum* — в 2.5—3 раза и у *Pulsatilla turczaninovii* — в 1.5 раза.

Подводя итог краткому сообщению, можно сделать вывод, что степные растения Забайкалья, различающиеся по характеру водного режима и ритмике сезонного развития, существенно различаются и по содержанию

Содержание азота и фосфора в степных растениях в начале и в конце вегетации (в % на сухое вещество)

	N		P	
	начало вегетации	конец вегетации	начало вегетации	конец вегетации
Эуксерофиты:				
Festuca lenensis	1.53 ±0.22	0.97 ±0.08	0.095 ±0.017	0.037 ±0.003
Stipa baicalensis	2.70 ±0.13	1.64 ±0.05	0.183 ±0.016	0.117 ±0.003
Мезоксерофиты:				
Polygonum angustifolium	4.12 ±0.011	1.11 ±0.27	0.376 ±0.095	0.094 ±0.009
Stellera chamaejasme	4.24 ±0.20	0.87 ±0.13	0.399 ±0.014	0.057 ±0.005
Gypsophila dahurica	3.51 ±0.14	1.67 ±0.14	0.296 ±0.004	0.102 ±0.003
Криоксерофиты:				
Filifolium sibiricum	3.35 ±0.23	1.21 ±0.14	0.325 ±0.006	0.082 ±0.003
Pulsatilla turczaninovii	2.26 ±0.19	1.43 ±0.25	0.236 ±0.007	0.866 ±0.012
Ксеромезофиты:				
Sanguisorba officinalis	2.05 ±0.22	1.03 ±0.24	0.258 ±0.009	0.095±0.019
Serratula centauroides	2.30 ±0.12	1.30 ±0.01	0.270 ±0.013	0.094 ±0.008

азота и фосфора, сезонная динамика которых находится в тесной зависимости от продолжительности вегетационного периода отдельных видов и их экологических особенностей.

ЛИТЕРАТУРА

Агроклиматический справочник по Читинской области. (1959). — Бузлукова Е. И., А. А. Горшкова, Н. В. Некипелов, В. А. Фриш. (1964). Сезонные ритмы некоторых природных явлений в типичных фациях Алкучанского Говина. В кн.: Алкучанский Говин. — Горшкова А. А. (1966). Биология степных пастбищных растений Забайкалья. — Днепровский Ю. М. (1967). К вопросу об азотном и фосфорном обмене горных растений Юго-Восточного Алтая. В сб.: Полезные растения природной флоры Сибири. — Знаменский И. Е. (1948). Физиологическая и биохимическая характеристика ксерофитов. Тр. Бот. инст. АН СССР, серия I (Экспериментальная ботаника), 6. — Лавренко Е. М. (1956). Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей. В кн.: Растительный покров СССР, 2.

Сибирский институт
физиологии и биохимии
растений,
Иркутск.

(Получено 7 I 1970).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 581.526.33+35 (480)

K. Tolonen. Über die Entwicklung der Moore im finnischen Nordkarelien. Annales Botanici Fennici 4 : 3, Helsinki, 1967, 198 S., 136 Abb., 50 Tab., 6 Beilagen (**К. Толонен.** О развитии болот в финской Северной Карелии)

T. K. YURKOVSKAYA. *K. TOLONEN.* ON THE DEVELOPMENT OF BOGS IN THE FINNISH NORTHERN KARELIA

На протяжении последних 10 лет в «Трудах» Зоологического и Ботанического общества Финляндии вышла серия крупных работ, подводящих итоги изучению географии растительного покрова болот Финляндии (Ruuhijärvi, 1960 г.; Havas, 1961 г.; Eurola, 1962 г.). Рецензируемая работа К. Толонен является последней из опубликованных в этой серии монографий. Основной целью ее было дать палеогеографическое обоснование установленным в предшествующих работах региональным типам болотных массивов. В связи с этим работа должна была ответить на четыре основных вопроса: установить типы болотных массивов исследуемой области на основе растительного покрова, структуры и стратиграфии болот, определить время и способы возникновения болот, ответить, как происходило дальнейшее развитие болот и какие факторы направляли это развитие, выяснить, изменялась ли современная граница между верховыми и аапа-болотами в ходе послеледникового изменения климата.

Книга состоит из 13 глав и снабжена большим количеством таблиц и рисунков (фотографии, карты, пыльцевые диаграммы, профили). Первая глава содержит общие сведения. Исследованная область расположена северо-западнее Ладожского озера между 62 и 63° с. ш., в той части Финляндии, где была установлена (Eurola, Ruuhijärvi) граница между областями распространения верховых и аапа-болот. Автором исследовано в поле свыше 40 болот, их расположение показано на приложенной карте; на другой карте показано положение исследованной области на фоне всей Финляндии и сопредельных территорий. Сведения о собранном материале и методике полевых и камеральных работ содержатся во второй главе. В третьей главе дан краткий физико-географический очерк, приводятся данные о гипсометрии, почвах, четвертичной геологии, гидрографии, климате, флоре и растительности, населении и освоении края.

Очень сжатая характеристика основных единиц растительности по системе А. Каяндера (Cajander, 1913 г.) составляет содержание четвертой главы. Дан перечень выделенных единиц, из которого вытекает, что автор выделяет единицы трех рангов: «типы болот» в смысле Каяндера, подтипы и группы. Все полевые описания компактно объединены в сводный список (таблица). Для каждой группы (их 35) отведена одна графа. В графах указывается число пробных квадратов, глубина торфяной залежи, сомкнутость древостоя, средняя высота его, общее и среднее число видов в группе. Для каждого вида даются показатели константности и доминантности, средние из общего числа квадратов.

В главе о типах болотных комплексов в пределах исследованной территории уточняется граница между верховыми и аапа-болотами. Понятие болотный комплекс (Moorkomplex) соответствует структурным единицам разного объема: 1 — комплекс ассоциаций, болотный микроландшафт, 2 — простой болотный массив, болотный мезоландшафт и 3 — сложный болотный массив, болотная система, болотный макроландшафт (Мазинг, 1960 г.). Поэтому и тип болотного массива (Moorkomplextyp) — единственная типологическая единица, принятая у финских болотоведов, которая переводится на русский язык как тип болотного массива, на самом деле включает типологические единицы разного ранга, а именно типы болотных массивов, группы (или классы) типов болотных массивов и типы болотных систем в понимании советских авторов. В связи с этим выделенные Толонен 3 раздела, объединяющие, по его мнению, единицы одного ранга — 1 — верховые болота, 2 — смешанный комплекс из верхового и аапа-болота и 3 — аапа-болота — фактически представляют собою единицы разного объема и, чтобы разобраться в их структуре и типологическом положении, надо знать как работы авторов, упомянутых мною вначале (Eurola, Ruuhijärvi), так и внимательно проанализировать приложенные аэроснимки и фотографии в данной главе и описания конкретных болотных массивов в главе 7-й. Раздел 1 содержит характеристику двух региональных типов верховых болот — верховые болота озерного плато и верховые болота Северной Карелии. Раздел 3 озаглавлен «аапа-болота», но фактически речь идет не о всей группе типов болотных массивов аапа, а о типе «похьянмаа», распространенном в этом районе. В разделе 2 речь идет о типах болотных систем, образованных верховыми и аапа-болотными массивами. Таким образом, неопределенность содержания принятых терминов, т. е. отсутствие ограничения объема понятий, затрудняет восприятие и анализ этой главы.

Описания всех исследованных болот даны в 7-й главе. Набранная петитом, она содержит большой, разносторонний и превосходно собранный фактический материал. Иллюстрации к этой главе включают 53 пыльцевые диаграммы, 11 диаграмм анализа ризопод, 30 карт растительности болот и еще около десятка разных иллюстраций, не считая 62 профилей, данных в приложении. Описание каждого болота идет по единой схеме — название, географическое положение, растительность, развитие на протяжении голоцена. О развитии судится на основании ботанического анализа торфов, пыльцевого анализа и в некоторых случаях анализа ризопод. Особым разделом в этой главе выделено развитие озера Папилланлампи. Исследование этой ламбы проводилось с тем, чтобы выяснить наиболее ранние стадии поздне- и послеледниковья в этой области. Кроме пыльцевого анализа, здесь был сделан анализ радиоуглеродным методом, т. е. датировка по C_{14}, а также диатомовый анализ.

Несколько подробнее хочется остановиться на характеристике приведенных в этой главе крупномасштабных карт растительности болот, уже хотя бы потому, что это первые, по крайней мере за последние 10 лет, опубликованные финскими болотоведами карты. По степени детальности изображения их можно разделить на 3 типа. Карты первого типа (12) схематичны. Они составлены только по наземным исследованиям. Условными обозначениями на этих картах выделялись крупные эколого-физиономические подразделения растительности, принятые у финских болотоведов («типы болот» и подтипы): минеротрофная растительность, минеротрофные кустарничковые болота, лесные топи, омбротрофная растительность с кочками из *Sphagnum fuscum*, омбротрофная растительность с сосной. Кроме того, на них показаны минеральные острова, первичные озера, реки и ручьи, и стрелками — направление водотоков. Это большей частью (11 карт) карты небольших отдельных болотных массивов (150—400 га) в масштабе 1 : 25 000—1 : 40 000, и только 12-я карта крупной болотной системы выполнена в м. 1 : 125 000. На большей части этих карт (9) изолиниями отмечены глубины торфяной залежи, а на 6 картах из 12 нанесены изогипсы. Эти схематичные карты составлены главным образом для болот, имеющих хорошо выраженную микропоясность, но довольно гомогенный растительный покров внутри каждого пояса. Карты второго типа (8) м. 1 : 50 000—1 : 100 000 составлены для крупных болотных массивов (от 600 до 3200 га), это большей частью болотные системы. Основой для этих карт, в отличие от карт первого типа, служит аэрофотоснимок. На 6 картах из 8 даны изогипсы. Детальность изображения растительного покрова на картах второго типа в сравнении с первым увеличивается мало. Также условными знаками изображаются крупные эколого-физиономические подразделения. К элементам географической основы добавляется изображение вторичных озерков, перенесенных с аэроснимка. И, наконец, карты третьего типа представляют собой детализированные карты второго типа. Высокая степень детализации осуществляется за счет применения шифров. Шифрами обозначаются классификационные единицы, близкие по своему объему к группе ассоциаций, иногда комплексы ассоциаций, в отдельных случаях, если позволяет площадь, указываются даже полные названия ассоциаций, например Scheuchzeria palustris—S. balticum, C. lasiocarpa—S. apiculatum—S. papillosum и т. п. Эти карты содержат большую информацию об экологии, структуре и составе растительного покрова. Если на картах двух первых типов дано всего 3—5 выделов, то на картах третьего типа — до 25. На картах последнего типа сделана также попытка отойти от традиционной иерархической классификации и показать территориальные единицы растительного покрова. Так, специальным индексом «НМ» (Hochflächenmoor) автор обозначает на картах группу типов грядово-мочажинных комплексов центральной части верховых болот. Входящие в состав «НМ» растительные сообщества объединены лишь на картах в один контур, а в тексте при описании растительного покрова они попадают в далеко отстоящие друг от друга группы, согласно принципам иерархической классификации. Стремление подчеркнуть необходимость выделения территориальных единиц на картах растительности болот видно также на двух закартированных ленточных трансектах. На одном, в м. 1 : 8000, составленном для участка типичного грядово-мочажинного верхового болота, подчеркивается поясность растительного покрова. На другом, в м. 1 : 2000, детально закартированы комплексы ассоциаций на участке болотного массива аапа-типа. Таким образом, в работе финского болотоведа намечается, хотя и робко, тот же путь поиска способов отображения неоднородной растительности болот, которым идут советские геоботаники при картировании неоднородной растительности (Исаченко, 1967 г.; Карамышева и Рачковская, 1968 г., и др.).

В остальных разделах работы речь идет о развитии растительности болот в течение поздне- и послеледниковья на общем фоне изменения климата и растительного покрова территории. В главе 6 дается деление пыльцевых диаграмм на зоны. Толонен переносит на исследованную область деление спорово-пыльцевых диаграмм на 9 зон, разработанное Саурамо (Sauramo, 1958 г.) для южной Финляндии. Однако он отмечает, что уже в северной части области применение среднеевропейского деления истории развития лесов на 9 зон начинает испытывать трудности из-за резкого уменьшения содержания пыльцы широколиственных пород. Деление на климатические периоды Блитт—Сернандера автор использует лишь для сопоставления с зонами, понимая их очень широко, так как его данные говорят о том, что даже в пределах одной области зоны не синхронны. Далее он останавливается на характеристике руководящих форм каждой зоны.

В главе 8 Толонен дает картину смен растительности в зависимости от изменения климата зон в послеледниковье и абсолютную хронологию зон. Свои рассуждения об истории лесов он строит на основании двух средних диаграмм, составленных для юго-западной и северо-восточной части области на основании частных диаграмм (12 для Юга, 19 — для Севера) и спорово-пыльцевых спектров, составленных для каждой зоны и раздельно для пыльцы древесных пород (ВР) и недревесной пыльцы. В спектрах ВР подсчет средних значений в процентах дается с поправкой по Фегри и Иверсен (Faegri и Iversen), учитывающей увеличение ВР за счет заноса ее с далеких расстояний. Зона II не нашла отражения в этих диаграммах, она соответствует позднеледниковью, когда почти вся территория была покрыта ледником и водой и растительности еще не было. Органические отложения начали образовываться в течение зоны III, хотя и в этот период край ледника или отдельные линзы мертвого льда оставались в Северной Карелии дольше, чем в соседних областях. Средний возраст этой зоны, определенный по C_{14}, составляет около 9550 лет до н. э., это на 400—500 лет меньше, чем возраст аналогичных отложений из других областей Финляндии и СССР, но автор объясняет это расхождение разницей в точке отсчета.

Выясняя вопрос о возникновении болот (глава 9), автор приходит к выводу, что началом заболачивания послужило зарастание водоемов. Однако площади, которые в настоящее время покрыты озерными отложениями, составляют в среднем лишь 1% от общей площади болот. Зарастание водоемов происходило интенсивно в пребореале и в бореальном периоде, а затем значение этой формы заболачивания уменьшилось. Диатомовый анализ свидетельствует о том, что древние озера были значительно менее кислыми, чем современные водоемы области, и имели более пышную растительность. Заболачивание лесов началось со времени IV зоны и продолжается до настоящего времени.

Глава об истории растительности болот иллюстрируется 7 палеогеографическими картами исследованных болот соответствующих зон. Возникновение болот области автор связывает в основном с зоной IV, лишь наиболее глубокие образовались в зоне III. Граница между верховыми и аапа-болотами сформировалась в атлантический период.

В последней главе автор характеризует стратиграфические типы болот области, выделяя 2 типа — верховых болот Северной Карелии и аапа-болот. Торфяные пласты в каждом типе датируются на основании спорово-пыльцевых анализов.

В заключении автор останавливается на главнейших выводах работы. В конце работы приводится библиографический список, насчитывающий 356 названий, в том числе свыше 50 работ советских авторов. Наиболее полно, естественно, использована литература по стратиграфии болот, а также палеогеографии и хронологии поздне- и послеледниковья. Кроме того, в конце книги приложен список диатомовых водорослей, а также список макро- и микрофоссилий.

Рецензируемая книга разносторонностью охвата материала должна заинтересовать не только болотоведов, но и ботаников различного профиля (геоботаников, палинологов, альгологов и др.), а также всех тех, кто занимается историей изучения четвертичного периода.

Т. К. Юрковская.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 4 VII 1970).

Є. М. Брадіс, Г. Ф. Бачуріна. Болота УРСР. Рослинність УРСР, «Наукова думка». Київ, 1969. (**Е. М. Брадис, А. Ф. Бачурина.** Болота УССР)

L. S. BALASHOV. *BRADIS E. M.* AND *A. F. BACHURINA.* MIRES OF UKR. S. S. R.

Следует приветствовать выход в свет книги «Болота» (на укр. языке). Она завершает I том[1] трехтомной монографии «Растительность УССР», опубликование которой является давно назревшей задачей. В ближайшее время следует ожидать выход т. II «Леса» (находится в печати), а потом т. III «Растительность степей, песков и обнажений».

Рецензируемая работа является первой геоботанической сводкой о болотах всей Украины, поскольку Д. К. Зеров описал (1938 г.) болота в пределах границ до 1939 г., а книга А. Ф. Бачуриной (1964 г.) относится только к болотам Полесья Украины. Авторы характеризуют болота республики на основе собственных многолетних исследований и имеющихся литературных данных.

Монография объемом около 17 учетно-издательских листов состоит из вступления и семи разделов. В список литературы включено 233 названия.

В 1-м разделе (Е. М. Брадис), посвященном истории изучения болот УССР, проведена периодизация и детально рассмотрены основные итоги изучения болот в отдельные периоды (дореволюционный, послереволюционный период изучения болот западных областей до их воссоединения, послевоенный период). Автором раздела учтены все работы, начиная с флористических работ конца прошлого века и земского периода изучения болот (начало XX в.) и кончая 1967 годом. На основании этих данных определена степень изученности болот различных районов УССР.

Раздел 2-й (А. Ф. Бачурина) посвящен общей характеристике болот. Тут говорится об условиях образования болот и их размещении в республике. Отмечены особенности распределения болот по различным районам УССР и дано торфяноболотное районирование ее. Указана степень заболоченности территории административных областей. Автор рассматривает также само понятие «болото» в связи с вопросом о существовании бесторфяных болот. Приведены общие сведения о растительности, видах торфа и типах залежей украинских болот, а также перечисляются основные из числа установленных на территории республики геоморфологических типов болот (11 типов с 10 подтипами) и устанавливается характер водного питания для каждого.

Раздел 3-й (Е. М. Брадис), наибольший по размеру (стр. 34—135), содержит довольно детальное описание растительного покрова болот на уровне формаций и групп ассоциаций. Автор, исходя из широко принятого представления о существовании самостоятельного типа болотной растительности, предлагает свою классификацию, согласно которой им и построено описание растительности болот равнинной части УССР и горно-карпатских болот. Рассматривается растительность всех трех основных классов (эвтрофная, мезотрофная, олиготрофная) для каждого из этих районов, а также комплексность в распределении растительных группировок на болотах равнинной части. Учитывается антропогенный фактор изменения естественного растительного покрова (осушение, пожары, различные виды хозяйственного использования).

Недостатком раздела, обычным для многих геоботанических монографий наших ученых, является то, что не перечислены все известные на Украине ассоциации для каждой формации, а названы только некоторые в качестве примера (всего около 100). Это объясняется отсутствием согласованности в принципах выделения ассоциаций разными авторами.

4-й раздел (А. Ф. Бачурина), также большой по размеру (стр. 135—208), посвящен описанию видов торфа и строения торфяников республики. Автор берет за основу существующие общепринятые схемы классификации (Тюремнова, 1949 г.; Инсторфа, 1951 г.). Все известные на болотах Украины виды торфа охарактеризованы по ботаническому составу, степени разложения и минерализованности. Отмечено своеобразие в распространении видов торфа на Украине. Характеристика видов торфяных залежей дана по 6 основным типам и 13 подтипам. Все основные виды залежей иллюстрированы или стратиграфическими колонками (114 рисунков), или целыми профилями (8 рисунков). Стратиграфические профили приведены для болот различных геоморфологических типов.

Название этого раздела «Стратиграфия торфяников как показатель истории развития болот» несколько не соответствует содержанию, поскольку вопросы истории тут почти не освещаются. Этим вопросам посвящены разделы 5-й и 6-й — «Происхождение и пути развития болот УССР» и «Возраст болот» (А. Ф. Бачурина), где на основании строения торфяников и данных спорово-пыльцевого анализа рассматриваются происхождение и история развития болот Украины в связи с климатическими особенностями того или иного периода. По приведенным данным, наиболее древние из известных на Украине современных болот возникли в позднеледниковый период.

---

[1] Часть 1-я этого тома «Естественные луга» вышла из печати в 1968 г.

В заключительном, 7-м разделе (А. Ф. Бачурина), рассматривается народнохозяйственное значение и практическое использование болот. Указаны основные направления использования (размеры торфодобычи, площади кормовых угодий), современное состояние болотных угодий, а также необходимые мероприятия по наиболее рациональному их использованию, которые соответствовали бы основным достижениям современной науки и передовой практики.

Отдельный подраздел (написанный авторами совместно) посвящен вопросам охраны болот. Очень своевременно указывается на необходимость одновременно с эффективным использованием естественных ресурсов болот осуществлять систему мер по сохранению в естественном состоянии и охране основных типов болот Украины. Отмечено значение болотных заповедников для контроля при постановке исследований природы болот и мероприятий по их рациональному использованию в народном хозяйстве. Отдельные массивы названы авторами как заслуживающие превращения в заповедные (2 объекта в Зап. Полесье, 3 — в Малом Полесье, 3 — в зап. лесостепи — Волынь, Подолия, 1 — в правобережной лесостепи, 1 — в восточной лесостепи и 2 — в Карпатах). Дана краткая характеристика их особенностей, указаны размеры (от нескольких гектаров до 1.5—2.0 тыс. гектаров). К сожалению, выделение таких объектов носит в работе случайный характер. Не указаны, например, болотные угодья, заслуживающие охраны, для Центрального и Восточного Полесья, для левобережной лесостепи и для Предкарпатья — Приднестровья. Не упомянуты также и болота на территории Полесского заповедника, уже имеющиеся заповедные болотные урочища. Следовало бы назвать также виды болотной флоры, заслуживающие или даже требующие на Украине охраны.

Книга хорошо оформлена. Приведенные фотографии и схемы (более 40 рисунков) с полиграфической стороны выполнены вполне удовлетворительно. Однако при издании допущено значительное количество опечаток (более 30) и искажений при редактировании литредактором («лёссовые» исправлено на «лесные», «гелофиты» на «галофиты», стр. 38 и др.) и даже несуразная перестановка отдельных подразделов: подраздел «Формация осоково-гипново-сфагновая» (стр. 92) вставлен среди описаний групп ассоциаций из формации осоково-гипновой, что искажает схему классификации, принятую автором. Неудачна и рубрикация книги, плохо выделено заголовками соподчинение подразделов.

Книга «Болота» — первая геоботаническая монография, охватывающая болота всей территории Украинской ССР в современных границах. Материал в ней подается на уровне современных требований. Книга является ценным пособием для работников сельского хозяйства, студентов и научных работников-природоведов различных специальностей.

Ограниченный тираж (700 экземпляров!) сразу сделал эту книгу библиографической редкостью.

Следует добавить, что Е. М. Брадис с коллективом сейчас подготовлена и сдана в печать новая монография: «Торфяно-болотный фонд УССР и его районирование», где дается детальная характеристика болот и их современное состояние для разных торфо-болотных районов Украины.

Л. С. Балашев.

Институт ботаники
Академии наук Украинской ССР,
Киев.

(Получено 4 VII 1970).

УДК 581.9 : 582.374/.42.47 (083.86)

Index Holmensis. A world phytogeographic index. Vol. 1. *Equisetales—Gymnospermae.* Ed. Hans Tralau. Pp. 264. Scientific Publishers, Zürich, 1969. (**Индекс Хольмензис.** Мировой ботанико-географический указатель. Т. 1, *Equisetales—Gymnospermae.* Ред. Ханс Тралау, 1969). Цена не обозначена

A. K. SKVORTZOV (A REVIEW)

В последние годы мы стали свидетелями появления множества новых справочно-библиографических изданий по систематической и географической ботанике. Упомянем хотя бы «Index to European plant taxonomic literature» (в нем учтена литература, начиная с 1965 г.); «Index to plant chromosome numbers» (с 1965); F. A. Stafleu «Taxonomic literature» (1967); A. W. Küchler «International bibliography of vegetation maps» (vols. 1—3, 1965—1968); O. Solbrig and Th. Gadella «Contribution to a biosystematic literature index» (1970); «Botanico-Periodicum Huntianum» (1968); «Хромосомные числа цветковых растений» (под ред. Ан. А. Федорова, 1969). Такой каскад новых изданий, содержащих огромный объем информации (и, соответственно, требующих для своей подготовки больших затрат труда), является, конечно, отражением происходящего сейчас бурного роста, своего рода ренессанса «классических» — морфологических, систематических и географических — направлений ботаники.

В молодом семействе ботанических справочников только что появился еще один новорожденный. И притом новорожденный, делающий сразу большие заявки: своим построением, форматом и даже самим своим названием «Index Holmensis» явно нацелен на то, чтобы стать рядом с такими левиафанами справочной ботанической литературы, как «Index Kewensis» и «Index Londinensis». Новый «Index» — это библиографический указатель всех опубликованных карт распространения современных и ископаемых сосудистых растений. «Индекс» составляется в стокгольмском Музее естественной истории (Naturhistorisk Riksmuseet). Техническая работа по составлению первого тома выполнена четырьмя сотрудниками (Marit Andersson, Aina Scotland, Sigvard Olsson, Josef Weytko). Редактор первого тома — др. Ханс Тралау, хорошо известный среди ботаникогеографов как автор ряда интересных, скрупулезно выполненных карт, в которых сопоставлены местонахождения ископаемых растений с современным распространением. Для участия в редактировании последующих томов др. Тралау предполагает подобрать интернациональную группу. Как указано в предисловии, основой для составления «Индекса» послужила библиография карт, подбиравшаяся в стокгольмском Музее более 20 лет Э. Хультеном. Вряд ли можно сомневаться, что Хультен же является и духовным отцом как самого Ханса Тралау, так и нового «Индекса». Недаром и первый том «Индекса» посвящен 75-летию Хультена и украшен его портретом.

В «Index Holmensis» материал располагается по алфавиту названий таксонов. Однако в первом томе алфавитное расположение — не сквозное: оно начинается заново для каждого из принятых редактором 10 крупных подразделений: *Equisetales*, *Isoëtales*, *Lycopodiales*, *Psilotales*, *Filicales*, *Cycadales*, *Bennettitales*, *Ginkgoales*, *Coniferae*, *Gnetales*, *Cytoniales*. Следующие три тома, которые предполагается выпустить в свет уже в 1970 г. или в начале 1971 г., будут посвящены однодольным, а остальные тома (число которых пока не определено) — двудольным. Библиографические ссылки, относящиеся к одному таксону, даны в порядке выхода в свет цитируемых публикаций. Кроме обычного минимума библиографических данных, указано, к какому району относится карта (например, Евразия, Средняя Европа, Эстония). На одной странице умещается 30—40 ссылок; во всем томе дано около 9300 ссылок. Следовательно, уже опубликовано около 9 тысяч карт ареалов сосудистых споровых и голосеменных растений. Для всех сосудистых растений это число окажется, очевидно, не менее 200 тысяч. Разумеется, для очень многих растений опубликованных карт ареалов пока еще нет вовсе. С другой стороны, некоторые широко распространенные таксоны уже имеют в своем активе весьма значительное количество карт: например, *Lycopodium clavatum* — 45, *Asplenium trichomanes* — 45, *Abies alba* — 63, *Juniperus communis* — 40, *Picea mariana* — 34, *Pinus pumila* — 39, *Pinus silvestris* — 120; *Podocarpus* (род в целом, секции и виды) отражен на 99 картах.

Названные цифры, интересные и сами по себе, становятся, однако, еще интереснее, если их проанализировать в хронологическом разрезе. В нижеследующей табличке только что приведенная выборка цифр (для *Lycopodium clavatum* и др.) распределена по времени публикации работ по 20-летним периодам.

Как видно из таблички, в каждое последующее двадцатилетие публиковалось вдвое-втрое больше карт, чем в предыдущее. Если этот темп роста сохранится, то в период 1969—1988 гг. будет опубликовано карт ареалов по крайней мере вдвое больше, чем их имеется в настоящее время. Такой рост, конечно, отраден, ибо свидетельствует и об увеличении интереса к географической характеристике таксонов и о расширении возможностей для составления карт ареалов и их публикации. Но «переварить» такой рост составителям «Индекса» будет нелегко.

«Index Holmensis» отпечатан на ротапринте с текста, написанного электрической пишущей машинкой. Возможности машинки и самого ротапринта использованы столь искусно, что качество исполнения почти не уступает печати с применением наборного шрифта. Однако использование ротапринта заметно сказывается на компактности текста: если «Index Kewensis» и «Index Londinensis» при формате 32×26 см содержат на одной странице по 100—120 библиографических ссылок, то «Index Holmensis» при формате 30×21 см — только 30—40 ссылок.

Не лишено недостатков и содержание рецензируемого тома. «Index Kewensis» четко определяет свою программу уже на титульном листе: это «plantarum phanerogamarum nomina et synonyma omnium generum et specierum a Linnaeo...». Подзаголовок, имеющийся у «Index Holmensis», «A world phytogeographic index», никак конкретного содержания этого труда не раскрывает. Только в предисловии, и то как-то не вполне отчетливо, говорится, что «Индекс» посвящен учету карт распространения растений; но какие группы учитываются — не указано и здесь. Лишь знакомясь с текстом, читатель может заключить, что рамки «Индекса» ограничены сосудистыми растениями, включая и ископаемые.

Не вполне четко разработана и технологическая схема составления «Индекса». Совершенно очевидно, что все ссылки в «Индексе» могут приводиться только под теми названиями таксонов, которые фигурируют в индексируемых работах; какое-либо исправление названий или сведéние синонимов, понятно, не может входить в программу «Индекса». Это подчеркнуто и в редакторском предисловии, но почему-то не вполне соблюдено. Так, например, во 2-м издании «Флоры Аляски»

Число публикаций карт ареалов по годам

Вид	До 1889	1889—1908	1909—1928	1929—1948	1949—1968	Всего
Lycopodium clavatum . . .	0	0	1	11	33	45
Asplenium trichomanes . .	0	0	2	10	33	45
Abies alba	0	2	8	17	36	63
Juniperus communis . . .	0	0	3	7	30	40
Picea mariana	0	0	1	12	21	34
Pinus pumila	0	0	2	7	30	39
Pinus silvestris	3	5	12	35	65	120
Podocarpus gen. et spp.	2	0	2	33	62	99
Всего	5	7	31	132	310	485

Э. Хультена приняты названия *Lycopodium alpinum*, *L. complanatum*, *L. sabinaefolium*, а в «Индексе» соответствующие карты Хультена указываются не только под этими названиями, но также и под названиями *Diphasium alpinum*, *D. complanatum*, *D. sitchense*. На стр. 143 под рубрикой рода *Pinus* цитируются 4 карты из книги А. И. Толмачева (1954); при этом 4 раза подряд повторяются полные библиографические данные этой книги. Очевидно, вполне достаточно было бы привести полные данные только 1 раз, с перечислением всех 4 карт. На стр. 205—206 повторяются 7 раз подряд библиографические данные для работы Шмукера (Schmucker, 1942), на стр. 206 для первого тома «Деревьев и кустарников СССР» — 7 раз подряд, на стр. 238—239 для работы Флорина (Florin, 1963) — 7 раз подряд и. т. д. Конечно, всюду следовало бы выписывать полные данные только 1 раз. На картах из книги А. И. Толмачева и издания «Деревья и кустарники СССР» изображены только ареалы отдельных видов *Picea*, *Abies*, *Tsuga*, но не родов в целом. Однако в «Индексе» карты эти цитируются не только под названиями соответствующих видов, но и под общей рубрикой рода, что явно нецелесообразно: если этот принцип проводить последовательно, то придется все карты цитировать по крайней мере дважды. А вот монография Васшера (Wasscher, 1941), которая содержит карты ареалов 27 видов *Podocarpus* и которую действительно следовало бы привести под общей шапкой рода, тут как-раз и не приводится.

Нет единообразия и в оформлении текста самих ссылок. Например, одна и та же работа Адамовича на стр. 176 цитируется так: «Adamovicz L., Wien, Ak. Mat.-nat. Kl., 84, 1909», а на стр. 231: «Adamovic L., Die Verbreitung der Holzgewächse in Bulgarien und Ostrumelien, 84, Wien 1909». В первом случае дано только название периодического издания (притом с огрехом: пропущено слово «Denkschriften»), во втором — только название работы (и тоже с огрехом: цифра 84 оказывается ни при чем); фамилия автора в обоих случаях с опечаткой: последняя буква должна быть «ć» (сербское мягкое «ч»). «Флора Эстонии» на стр. 180 цитируется: «Eichwald K. et al., Eesti NSV Floora, 1, Tallinn 1953», а на стр. 231: «Vaga A. and K. Eichwald, Eesti NSV Floora, Tallinn 1953». На стр. 198 одна и та же карта из одной и той же книги А. Н. Сладкова цитируется 2 раза подряд, но, так сказать, в разной орфографии: 1) «Sladkov A. N., Vvedemije v Sporovopylzevoj analis. Akad. nauk SSSR. Vsesoj.-bot. Obch., Moscow 1967, map after p. 154»; 2) «Sladkov A. N. Vvedenie v sporovopylzevo analis, Moscow 1967, p. after 154, map 68». Одна и та же книга А. А. Гроссгейма на стр. 107 цитируется: «Flora Kavkaza 1 : 2, Baku 1939», а на стр. 109: «Flora Kavkaza. Akad. Nauk Asserbeidjan SSR, 2 : 1, Baku 1939». Что значат цифры 1 : 2 или 2 : 1, читатель может только гадать (на самом деле это первый том 2-го издания). К сожалению, в «Индексе» не принято ставшее теперь фактически всеобщим употребление в библиографических ссылках двоеточия для указания номера страницы. Встречаются досадные ошибки в написании имен весьма известных авторов. Например, Lippma (стр. 35) вместо Lippmaa; Lawrence (надо произносить, очевидно, «Лоуренс» — стр. 197) вместо Lawrenko (Е. М. Лавренко). Особенно же не повезло автору «Материалов для ботанической географии Арало-Каспийского края» И. Г. Борщову. Его труд цитируется так: «Borschtova, I. Apolo-Kascsteuckavo kraja» (впрочем, год и место публикации в Записках Акад. наук, СПб., 1865 указаны правильно).

Уже при беглом просмотре в «Индексе» замечаются пропуски. Так, пропущены работы: Хитрово В. Н. (ред.) 1925. Орловский край. Орел (есть карта распространения сосны и ели на западе черноземной полосы). — Шаханин Н. И. 1945. Ботаникогеографическая характеристика Ярославской обл. (карта местонахождений *Abies sibirica* и *Larix sibirica* в Ярославской и Костромской обл.). — Васильев В. Н. 1950. Бот. журн., 35, 5 : 498—511 (карты ареалов 5 дальневосточных елей). — Харкевич С. С. 1953. Тр. Бот. сада АН УССР, 2 : 162—166 (карта ареала *Struthiopteris* на Украине). — Snarskis P. 1954. Vadovas Lietuvos TSR augalams pažinti. Vilnius (на карточках 1—3 показано распространение в Литве 13 видов сосудистых споровых). — Юркевич И. Д. и В. С. Гельтман. 1960. Докл. АН БССР, 4, 7 : 311—315 (карта южной границы ели в Белоруссии). — Шумилова Л. В. 1962. Ботаническая география Сибири. Томск (карты ареалов *Picea obovata. Abies sibirica*, *Pinus silvestris*, *P. pumila*, *P. sibirica*, *Larix* ssp.). — Правдин Л. Ф. 1964. Сосна обыкновенная. М. (карты ареала сосны и ее подвидов в СССР, схемы географии признаков). При более подробном просмотре «Индекса», конечно, можно будет обнаружить и еще немало пропусков. Но дело не в их количестве, а, так сказать, в качестве. Если пропуск работ Хитрово и Шаханина составителями, работающими в Стокгольме, неудивителен (хотя, конечно, в солидном справочнике нежелателен), то труднее оправдать, например, пропуск книги Снаркиса, которая среди других определителей особенно выделяется именно обилием карт. Трудно понять и пропуск совсем новой монографии Л. Ф. Правдина. Есть упущения и в отношении западноевропейской литературы. Так, нет ссылок на книгу Адамовича (L. Adamović. 1909, Vegetationsverhältnisse der Balkanländer), принадлежащую к известнейшей энглеровской серии «Vegetation der Erde», хотя в этой книге на картах показано распространение целого ряда видов хвойных. Под рубрикой рода *Pinus* цитируется очень схематичная карточка распространения секций рода (помещенная у H. Knoche 1923, Flora Balearica 3 : 224), но под рубрикой *Pinus halepensis* почему-то не цитируются имеющиеся в той же книге (часть 4, карты 4 и 5) подробные карты распространения этого вида. Нет ссылки на карточку *Struthiopteris germanica* (для Рейнской области) в статье A. Schumacher 1941, Feddes Repertorium Beihefte, 126 : 27--48.

Существует ряд крупных трудов, содержащих особенно много карт ареалов или даже состоящих почти целиком из карт, как например многочисленные книги Э. Хультена, «Хорология» Г. Мейзеля, Э. Егера и Э. Вайнерта, «Атлас Британской флоры», атлас флоры Сев. и Южн. Каролины А. Радфорда, издаваемый в ФРГ «Мировой лесной атлас», наши флоры Кавказа и Мурманской области и т. п. Эти труды было бы рационально цитировать сокращенно, например, Hultén, 1968 : 38, map 9; Radford et al. 1965 : 31; Фл. Кавказа 7, карта 13 и т. п.; полные же библиографические данные привести отдельным списком в начале тома. В самом деле, ведь только последние три сочинения придется цитировать во всем «Индексе» около 10 000 раз; сокращение каждой ссылки на 2 строки дало бы экономию в 20 тысяч строк, или 270 страниц, что как раз равно объему всего первого тома «Индекса».

Я остановился так подробно на недочетах «Индекса» лишь потому, что издание еще только начинается, и критические замечания сейчас гораздо полезнее для дела, чем восхваление. В том же, что «Index Holmensis» безусловно полезен и получит, если будет успешно завершен, самое широкое признание, сомневаться не приходится. Пожелаем составителям, редакции и издательству полного успеха.

А. К. Скворцов.

Главный ботанический сад
Академии наук СССР,
Москва.

(Получено 5 X 1970).

ХРОНИКА

УДК (063) 581.524.4 : 631.849

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ И ПРОМЫШЛЕННЫЕ ЗАГРЯЗНЕНИЯ (НАУЧНО-КООРДИНАЦИОННОЕ СОВЕЩАНИЕ В СВЕРДЛОВСКЕ 26—28 XI 1969)

B. P. KOLESNIKOV AND G. M. PIKALOVA. VEGETATION AND INDUSTRIAL POLLUTIONS (A SCIENTIFIC-COORDINATIONAL CONFERENCE HELD AT SVERDLOVSK ON NOVEMBER 26—28 1969)

Загрязнение биосферы выбросами, разнообразными отходами, отвалами и другими побочными продуктами и образованиями, сопутствующими производственной деятельности промышленных предприятий, в современную эпоху в экономически развитых районах Земного шара достигло чрезвычайных размеров. Как правило, очаги загрязнения расположены внутри крупных населенных пунктов или в непосредственной близости от них. На значительных пространствах, прилегающих к таким очагам, загрязнения сопровождаются разрушением природных ландшафтов, гибелью и деградацией естественного растительного покрова, снижением плодородия почв и сокращением площади продуктивных земель, ухудшением санитарно-гигиенических условий жизни людей. Разрушающее воздействие промышленных загрязнений на природу возрастает очень быстро, ежегодно распространяясь на новые площади.

Одним из наиболее эффективных способов нейтрализации вредного влияния промышленных загрязнений на окружающую среду является фитомелиорация площади очагов и зон загрязнения, т. е. создание на их территориях искусственных растительных сообществ, или реконструкция естественно сложившихся группировок с использованием видов и форм растений, физиологически устойчивых к пыле- и газообразным токсичным выбросам и выделениям промышленных производств. Такие группировки и сообщества выполняют роль «зеленых фильтров» и «зеленых заслонов», механически и биохимически аккумулирующих, поглощающих и частично обезвреживающих токсические соединения, поступающие из очагов загрязнения в окружающую среду. При создании же устойчивых растительных сообществ (травянистых или древесных) на площади очагов загрязнения, например на промышленных отвалах, обеспложенные земли вновь превращаются в более или менее продуктивные угодья, пригодные для использования в различных целях. Фитомелиорация промышленных отвалов является заключительным звеном в системе мероприятий по их рекультивации, т. е. по восстановлению хозяйственной и экономической ценности земельных участков, занятых отвалами и загрязненных отходами промышленности.

Уральскими биологами с середины 1950-х годов целеустремленно изучаются физиолого-биохимические механизмы пыле- и газоустойчивости растений, используемых при озеленении промышленных предприятий, и ведется разработка научных основ фитомелиорации промышленных отвалов различного характера. В 1959 г. при кафедре ботаники Уральского университета В. В. Тарчевским была создана первая в стране научно-исследовательская лаборатория промышленной ботаники, сосредоточившая внимание специально на вопросах фитомелиорации промышленных отвалов. Вопросы физиологии газоустойчивости растений тогда заняли заметное место в тематике Ботанического сада Института биологии (в настоящее время Институт экологии растений и животных) Уральского филиала АН СССР, а позднее в Башкирском и Пермском университетах и некоторых других уральских научных учреждениях. С самого начала исследования велись в содружестве с промышленными предприятиями, в большинстве случаев на основе хоздоговорных отношений с ними.

Для координации подобных исследований и объединения усилий разрозненных научных коллективов, проводивших их, Комиссия по охране природы Уральского филиала АН СССР вместе с Уральским университетом в 1962 г. созвала в Свердловске I Уральское научно-координационное совещание по проблеме «Растительность и промышленные загрязнения». II совещание, проведенное теми же организациями в 1964 г., по составу участников и содержанию обсуждавшихся докладов вышло за границы Уральского экономического района и имело характер всесоюзного; на III совещании в 1966 г. с оригинальными докладами выступали также гости из Болгарии, ГДР и был зачитан специально подготовленный к совещанию обзорный доклад представителя Академии наук Польши.

Проведенное 26—28 ноября 1969 г. в Свердловске IV Уральское научно-координационное совещание по проблеме «Растительность и промышленные загрязнения» официально проходило по плану всесоюзных совещаний и симпозиумов, утвержденному президиумом АН СССР. Его 150 участников представляли свыше 50 научно-исследовательских, научно-производственных и проектных организаций и учреждений Академии наук СССР и некоторых академий наук союзных республик, вузов, министерств и ведомств Урала и других экономических районов страны. На пленарных и секционных заседаниях заслушано 56 докладов и сообщений; в обсуждении участвовало 26 человек. Совещание было активным, целеустремленным, оно прошло при большой заинтересованности его участников. К совещанию был опубликован сборник рефератов, докладов и сообщений.[1]

Участники совещания в докладах и выступлениях с удовлетворением отмечали, что за последние годы активная борьба с различного рода загрязнениями природной среды, в том числе с применением фитомелиорации, заметно усилилась во многих частях страны. Она приобретает характер плановой государственной задачи, получила отражение в ряде важных законодательных актов Советского правительства, в частности в законах Верховного Совета СССР об основах земельного законодательства и об основах законодательства о здравоохранении Союза ССР и союзных республик. Увеличилось количество лиц и научных коллективов, занимающихся исследованиями по проблематике совещания, возникли специализированные научные подразделения в системе отраслевых научно-исследовательских и проектных институтов горнодобывающей промышленности, разрабатывающие вопросы рекультивации промышленных отвалов; за последние 3 года проведено несколько региональных совещаний по рекультивации отвалов угольной промышленности.

В своем выступлении на III Всесоюзном съезде колхозников Л. И. Брежнев указал: «Защита почв — это дело всего нашего общества. Любую порчу земли следует рассматривать как антиобщественный поступок».[2] Это положение предопределяет развертывание в ближайшем будущем в промышленных районах рекультивационных работ различного характера. Поэтому не случайно более половины докладов, заслушанных на совещании, касалось вопросов научного обоснования фитомелиорации и горнотехнической рекультивации промышленных отвалов. Следует отметить, что среди участников совещания было много сотрудников отраслевых институтов и инженеров предприятий горнодобывающей промышленности. Другой круг докладов освещал особенности влияния промышленных выбросов на физиологические процессы у растений. Основные доклады по обоим разделам проблемы были заслушаны на пленарных заседаниях, а более специальные вынесены на обсуждение двух секций: «А — Фитомелиорация и горнотехническая рекультивация промышленных отвалов» (кураторы **Е. П. Дороненко** и **Г. М. Пикалова**) и «Б — Влияние промышленных выбросов на растительность» (кураторы **Ю. З. Кулагин** и **С. С. Мамаев**).

Прежде всего следует выделить группу докладов, обобщающих результаты исследований по фитомелиорации промышленных отвалов различного типа и по характеристике процессов их естественного самозарастания. Так, на пленарном заседании в докладе **Б. П. Колесникова, Г. М. Пикаловой** и **В. В. Тарчевского** (Уральский университет, Свердловск) обобщен 10-летний удачный опыт создания искусственных луговых фитоценозов из культурных кормовых трав на золоотвалах тепловых электростанций и охарактеризованы начальные этапы сукцессионных смен растительности на них. Сделаны также предварительные выводы о закономерностях фитомелиорации шламовых полей предприятий цветной металлургии и отвалов открытых разработок угольной промышленности.

В докладе **С. С. Трофимова** и **Л. П. Баранника** (Институт почвоведения и агрохимии СО АН СССР, Новосибирск) подведены итоги в общем успешного производственного опыта лесной рекультивации отвалов открытых разработок и подземной добычи каменного угля в Кузбассе. Докладчики, кроме того, заострили внимание на необходимости разработки общей теории реконструкции ландшафтов в районах развитой техносферы, а также на необходимости создания региональных и всесоюзной классификаций земель, нарушенных промышленностью. **А. Т. Ефанов** и **И. А. Добровольский** (Криворожский педагогический институт) свой доклад посвятили опыту рекультивации шламовых железорудных отвалов горнообогатительных комбинатов Криворожского бассейна. Они отметили перспективность покрытия таких отвалов битумными эмульсиями с одновременным посевом некоторых видов культурных кормовых трав. **А. Г. Олейников** и **Р. А. Дурова** (Институт «Казмеханобр», Алма-Ата) ознакомили участников совещания с обнадеживающими результатами опытов по покрытию многолетней растительностью (кормовые травы, древесные растения) шламов цветной металлургии.

---

[1] Рефераты докладов и сообщений IV Уральского научно-координационного совещания по проблеме «Растительность и промышленные загрязнения» (ротапринт). Свердловск, 1969, 185 стр.

[2] Л. И. Брежнев. Речь на III Всесоюзном съезде колхозников. Политиздат, М., 1969, 15 стр.

Материалы этих докладов были детализированы в серии дополнительных сообщений на заседаниях секции «А». Были освещены результаты озеленения терриконов в г. Донецке (**М. Л. Рева** и **В. И. Бакланов**, Донецкий ботанический сад АН УССР), опытных работ по созданию культурных сообществ из кормовых трав на каменноугольной золе месторождений Кузбасса (**М. В. Пасынкова**, Уральский университет) и на грунтосмесях отвалов буроугольных месторождений Подмосковья (**В. Н. Чеклина**, Центральная лаборатория охраны природы Министерства сельского хозяйства СССР, Москва); доложены материалы изучения особенностей естественного зарастания отвалов марганцевых и железорудных карьеров (**Н. Т. Масюк**, Днепропетровск), скалистых и глинистых отвалов (**А. Т. Ефанов**, Криворожский педагогический институт), породных отвалов угольных месторождений Урала и Кузбасса (**Т. С. Чибрик**, Уральский университет). О видовом составе водорослей, образующих первичные группировки почвенных организмов на безжизненных субстратах золоотвалов и шламовых полей, сообщила **Л. Б. Неганова** (Кировский сельскохозяйственный институт), а об условиях почвообразования на грунтосмесях каменноугольных отвалов Кузбасса — сотрудники Института почвоведения и агрохимии СО АН СССР (**В. М. Попов**, **С. А. Таранов**, **Ф. К. Рагим-Заде**).

Все докладчики отмечали, что поверхностные субстраты любых типов промышленных отвалов являются специфическими антропогенными образованиями, не имеющими аналогов среди естественных грунтов и почв. Они, как правило, бесструктурны, лишены органического вещества и азота или бедны ими, имеют неудовлетворительную водно-физическую характеристику. Многие типы их, в том числе все шламовые отвалы цветной металлургии, к тому же содержат повышенные количества токсических элементов и соединений. По своим свойствам отвалы чрезвычайно неблагоприятны для заселения и зарастания растительностью. Естественное зарастание их идет медленно, десятилетиями, с образованием несомкнутых и низкопродуктивных группировок растительности. При фитомелиорации большинства типов отвалов во всех природных зонах обязательным условием успеха является покрытие их слоем почвы, торфа или плодородного грунта (от 2—3 см на нетоксичных золоотвалах теплоэлектростанций до 10 см и более на отвалах цветной металлургии). Это мероприятие, по-видимому, обеспечивает инокуляцию субстрата группировками почвенных микроорганизмов (в том числе синезелеными водорослями), кладет начало вовлечению в почвообразование поверхностных слоев субстрата, обеспечивает закрепление на нем культивируемых растений или растений-пионеров из состава местной флоры. Другое условие, совершенно обязательное в субаридных и аридных районах, состоит в периодическом или постоянном орошении поверхности, причем на золоотвалах тепловых электростанций хорошие результаты дало орошение сточными водами бытовой канализации (обогащенными органикой и азотом) после прохождения их через отстойники. Таким образом, фитомелиорации отвалов как одному из видов биологической рекультивации обязательно должна предшествовать рекультивация горнотехническая, а при токсических субстратах — также химическая.

Сложные и во многих отношениях недостаточно разработанные вопросы горнотехнической рекультивации промышленных отвалов получили освещение на пленарном заседании в докладах **Е. П. Дороненко** и **А. Я. Элькина** (Институт горного дела Министерства черной металлургии СССР, Свердловск) о задачах исследовательских и проектных работ при горнотехническом восстановлении нарушенных территорий и **Ю. И. Денисова** (Научно-исследовательский институт открытых горных работ министерства угольной промышленности СССР, Челябинск) о применении математического моделирования при составлении оптимальных почвообразующих смесей для формирования рекультивационного горизонта на отвалах открытых разработок угольных месторождений. Дополнительно эти вопросы были обсуждены на заседаниях секции «А», где были заслушаны содержательные доклады **З. Н. Михайловой** (Научно-исследовательский институт Курской магнитной аномалии Министерства черной металлургии СССР, г. Губкин) о своеобразных условиях горнотехнической рекультивации на предприятиях Курской магнитной аномалии, **Б. И. Иванова** (Институт «Уралгипрошахт», Свердловск) о проекте горнотехнической рекультивации отработанных отвалов Богословского угольного месторождения в Свердловской области и **А. А. Мкртчана** (Институт «Центргипрошахт», Москва).

Поскольку выбор того или иного вида биологической рекультивации во многом зависит от качества поверхностных субстратов, вопросам их классификации было уделено особое внимание. Принципы классификации вскрышных пород и грунтосмесей отвалов угольной промышленности Подмосковья были затронуты в докладе **А. И. Савича** и **Г. А. Зайцева** (Центральная лаборатория охраны природы Министерства сельского хозяйства СССР, Москва), но особенно обстоятельно освещены **Н. И. Горбуновым** и **Б. М. Туник** (Почвенный институт им. В. В. Докучаева, Москва), ознакомивших совещание с хорошо обоснованной, вызвавшей большой интерес комплексной классификацией поверхностных субстратов промышленных отвалов различного типа по их пригодности для выращивания сельскохозяйственных растений. Классификация учитывает большой перечень показателей, полно характеризующих минералогический состав, химические и водно-физические свойства субстратов. На секции «А» применение этой классификации в условиях Семеновско-Головковского карьера на Украине было освещено в докладе **Э. Л. Додатко** (Днепропетровский сельскохозяйственный институт), а **Л. В. Етеревская** (Украинский научно-исследовательский институт почвоведения и агрохимии, Харьков) рассмотрела вопрос об агрохимических оценках пригодности вскрышных горных пород для биологической рекультивации отвалов и повышения плодородия рекультивируемых земель.

Субстраты промышленных отвалов во многих случаях представляют большой народнохозяйственный интерес как сырье для цементной и строительной промышленности, материал при строительстве автомобильных и железных дорог, ценные удобрения для сельского хозяйства и как вторичная руда для металлургии. Пока почти не реализуемым, но огромным возможностям использования в этом направлении отвалов предприятий черной и цветной металлургии и асбестовой промышленности посвятила свой доклад **Е. Т. Мамаева** (Уральский научно-исследовательский институт Академии коммунального хозяйства, Свердловск).

Рекультивация земель, нарушенных промышленностью, — новая научно-техническая проблема. Здесь нет еще устоявшейся и всеми признаваемой терминологии. Далеко еще не определились ее правовые аспекты; во многом неясны и дискуссионны разнообразные и сложные технико-экономические проблемы планирования и осуществления рекультивационных работ. Этим вопросам были посвящены доклады **Л. В. Моториной** (Центральная лаборатория охраны природы Министерства сельского хозяйства СССР, Москва), **В. А. Овчинникова** (Государственный научно-исследовательский институт земельных ресурсов, Москва), **А. П. Корякиной** и **Г. П. Гафт** (Институт народного хозяйства, Свердловск). Они вызвали оживленный обмен мнениями. Все выступавшие на пленарном и секционных заседаниях отмечали, что внедрение ценных результатов научных исследований по рекультивации и фитомелиорации отвалов, реализация их в проектах рекультивации сдерживаются и затруднены из-за неопределенности правовых и многих технико-экономических вопросов. Поэтому совещание сочло необходимым в своем решении отметить исключительную важность срочной разработки этих вопросов специализированными научно-исследовательскими учреждениями. В частности, в адрес Центральной лаборатории охраны природы Министерства сельского хозяйства СССР направлена просьба о составлении проекта терминологического словаря по рекультивации земель к следующему всесоюзному совещанию, а в адрес экономических научно-исследовательских институтов и подразделений Всесоюзной академии сельскохозяйственных наук им. В. И. Ленина, Министерства сельского хозяйства СССР и министерств, эксплуатирующих богатства недр, — пожелание об ускорении ведущейся разработки нормативов и методик экономической (стоимостной) оценки земель, подлежащих рекультивации после использования промышленностью.

Большой интерес участников совещания вызвал доклад **Г. А. Шестаковой** и **Г. Г. Кузнецовой** (Усть-Каменогорский педагогический институт) о биогеохимических последствиях загрязнения почвы атмосферными выбросами предприятий цветной металлургии. Необходим разносторонний учет всех возможных путей миграции вредных ингредиентов промышленных выбросов в пределах ландшафтов различных типов. По мнению докладчиков, такие данные должны обязательно служить основой системы мероприятий, предпринимаемых с целью оздоровления внешней среды в районах промышленных загрязнений.

Специальные вопросы влияния промышленных загрязнений на физиологические процессы у растений явились темой трех обзорных докладов. Обобщая материалы имеющихся исследований, **Ю. З. Кулагин** (Башкирский университет, Уфа) показал, что вредное воздействие токсичных газов и аэрозолей, выделяемых промышленными предприятиями в повышенных количествах в атмосферу, растения преодолевают на клеточно-тканевом, организменном и популяционно-ценотическом уровнях. Степень устойчивости растения может быть определена как степень соответствия используемых им защитных средств внешнему воздействию на всех трех уровнях. Проблему газо- и пылеустойчивости растений, по мнению докладчика, как проблему комплексную следует решать с позиций «индустриальной» экологии, с учетом физиологических механизмов засухоустойчивости и солеустойчивости растений. В сходном плане эти же вопросы были освещены в докладе **Г. М. Илькуна** (Центральный республиканский ботанический сад АН УССР, Киев). Указав, что задача нейтрализации промышленных загрязнений различных типов чрезвычайно актуальна для Украины, особенно для Донбасса и Криворожья, он подчеркнул, что ее решение возможно только при опоре на хорошо обоснованные теоретические представления. В частности, бесперспективны попытки решать вопросы устойчивости растений к промышленным газовыделениям традиционным путем эмпирического накопления разрозненных фактов. Этот начальный этап исследований для физиологии газоустойчивости растений пройден. Необходима разработка общей теории газоустойчивости. По мнению докладчика, в основе физиолого-биохимических процессов, происходящих в растительном организме под воздействием токсичных газов, лежат нарушения катионно-анионного баланса. Особая роль в этих явлениях принадлежит свободному кальцию. Например, наибольшую устойчивость по отношению SO_2 показали виды растений, обладающие повышенной солеустойчивостью и способностью накапливать в тканях кальций (кальцефилы). В докладе **В. С. Николаевского** (Ботанический сад Пермского университета), сделанном от имени группы исследователей, были обобщены результаты изучения отдельных сторон проблемы газоустойчивости растений, используемых в городском зеленом строительстве.

Более детальное обсуждение в основном этих же вопросов было продолжено на заседании секции «Б». В сообщениях излагались результаты эколого-физиологических исследований, выполненных в Пермском университете (**В. С. Николаевский, А. Ш. Агавердиев, А. Т. Мирошникова** и др.), в Донецком ботаническом саду АН УССР (**В. П. Тарабрин, Л. В. Чернышева, В. С. Макагонов** и др.), Днепропетровском университете (**Ж. Т. Козюкина**), Институте ботаники АН Азербайджанской ССР. Интересный материал о поглощении прибрежно-водными растениями (тростник, рогоз, осоки) токсичных элементов из сточных вод промышленных предприятий и выведении их из биологического круговорота доложил **И. А. Кордаков** (Институт «Казмеханбор», Алма-Ата). Особая группа сообщений была посвящена санитарно-гигиенической и биологической оценке городских озеленительных посадок (**П. Д. Ксенофонтова** и др., Пермский медицинский институт). Обзорный доклад об использовании лишайников как индикаторов загрязнения атмосферы сделал **Ю. Л. Мартин** (Таллинский ботанический сад АН Эстонской ССР).

В результате оживленного обмена мнениями на пленарных и секционных заседаниях совещание одобрило направление и тематику проводимых исследований, указало на необходимость их расширения при особом внимании к разработке теоретических сторон проблемы. Рекомендовано усиливать и развивать связи с производственными и проектными организациями, особенно по вопросам рекультивации земель и почв, нарушенных промышленностью, приобретающей важное значение в системе народнохозяйственных мероприятий по борьбе с загрязнениями внешней среды. Признано необходимым создать головную союзную организацию, способную координировать исследовательские и проектно-изыскательские работы по рекультивации в масштабах всей страны; высказано пожелание о созыве Академией наук СССР всесоюзной научной конференции по всем вопросам борьбы с промышленными загрязнениями биосферы.

Очередное всесоюзное совещание по рекультивации земель, нарушенных промышленностью, поручено провести Украинскому научно-исследовательскому институту почвоведения и агрохимии в 1971—1972 гг.

Б. П. Колесников и *Г. М. Пикалова.*

Уральский государственный
университет,
Свердловск.

(Получено 23 III 1970).

УДК 631.175 : 581.524.44 (47+57)

ИЗУЧЕНИЕ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ НАЗЕМНЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ В СССР (СОСТОЯНИЕ РАБОТ К 1970 г.)

N. P. GURICHEVA, G. B. GORTINSKY AND V. F. SHAMURIN.
INVESTIGATION OF THE PRIMARY PRODUCTIVITY OF TERRESTRIAL PLANT COMMUNITIES IN THE U. S. S. R. (THE STATUS OF THE RESEARCH-WORK BY 1970)

В связи с расширением исследований, связанных с задачами МБП, встает вопрос о более широком обмене информацией, установлении более тесных контактов между исследователями. В этом плане имеет определенный смысл публикация отчетов секции РТ по определенным рабочим группам, объединяющим специалистов одного профиля.

Ниже публикуется краткая информация о ходе и некоторых результатах работ по изучению биологической продуктивности сообществ арктики и субарктики, лесных и луговых сообществ по состоянию исследований на конец 1969 г.

При составлении информационного сообщения использованы данные из официальных отчетов, присланных руководителями и непосредственными исполнителями работ на стационарах, работающих по тематике секции РТ, опубликованной в Советской биологической национальной программе (1969), с привлечением материалов из других источников (публикации, совещания и т. д.).

Продуктивность тундровых сообществ[1]

В настоящем сообщении кратко охарактеризована деятельность трех тундровых стационаров, работающих в плане МБП.

---

[1] Составлено В. Ф. Шамуриным.

Типичные тундры

На Таймырском биогеоценологическом стационаре БИН АН СССР (пос. Тарея, 73° с. ш.) продолжаются работы по изучению продуктивности ряда тундровых биогеоценозов, начатые в 1965 г. (научный руководитель проф. Б. А. Тихомиров). Привлечены специалисты из 16 научных учреждений (Лаборатории охраны природы МСХ СССР, Московского областного педагогического института им. Н. К. Крупской, Главной геофизической обсерватории им. А. И. Воейкова, Почвенного музея им. В. В. Докучаева и др.).

На первом этапе основной задачей была инвентаризация основных компонентов биогеоценозов, косной и биокосной среды. Выявлены конкретные флоры стационара: высших сосудистых растений (Т. Г. Полозова, Б. А. Тихомиров), лишайников (Х. Х. Трасс, Т. Г. Пийн), наземных грибов (Б. А. Томилин). Собран и частично обработан материал по следующим группам: почвенным водорослям (Е. В. Дорогостайская), водорослям водоемов (В. И. Ермолаев), почвенным грибам (М. А. Литвинов, Н. В. Матвеева), мхам (Л. С. Благодатских, О. М. Афонина, Н. В. Матвеева, Т. Г. Полозова и др.). Изучена фауна позвоночных (А. А. Винокуров и др.) и беспозвоночных (Ю. И. Чернов, К. Б. Городков, С. И. Ананьева, Н. М. Шалаева и др.).

Для территории стационара составлены очерк растительности (Т. Г. Полозова, Н. В. Матвеева), предварительная геоботаническая карта (М. С. Боч, В. И. Василевич), почвенная карта (И. В. Игнатенко), проводится дальнейшая работа по картированию (Н. В. Матвеева). Изучены состав и генезис почв в связи с растительным покровом (И. В. Игнатенко), мерзлотно-геоморфологические условия и составлена соответствующая карта (А. И. Попов, И. Данилов), микроклимат и тепловой баланс тундровых ценозов (Е. Н. Романова, В. Н. Адаменко и др.). Накоплены многолетние данные по сезонной динамике мерзлоты (Т. Г. Полозова, Н. В. Матвеева, П. С. Свирненко и др.).

Осуществление инвентаризации компонентов тундровых биогеоценозов позволяет подойти к оценке основных элементов биологической продуктивности и круговорота веществ в количественном и качественном аспектах. В плане изучения первичной продуктивности изучены количество и состав фитомассы и органического вещества в четырех основных типах фитоценозов: пятнистой кустарничково-осоково-моховой тундре, бугорковатой кустарничково-осоково-моховой тундре, разнотравно-луговинной тундре (яры) и полигональном болоте. Количество органического вещества, накапливаемое в указанных сообществах, достигает 1000 ц/га (наибольшая масса сосредоточена в подземной части). Собраны многолетние данные по потенциальной и реальной семенной продуктивности большого числа видов растений в основных типах фитоценозов стационара (Е. А. Ходачек).

В 1968 г. были начаты работы по изучению сезонной динамики надземной фитомассы с целью разработки подходов к выявлению величин годичного прироста и опада (В. Ф. Шамурин, Т. Г. Полозова, Е. И. Минкова и др.). В результате этих работ, продолженных в 1969 г., в какой-то мере удалось выявить величины сезонного прироста и запаса листовой массы у доминирующих видов цветковых растений. Однако имеются трудности: во-первых, львиную долю фитомассы составляют мхи, методы изучения сезонного прироста которых еще практически не разработаны, а во-вторых, неизвестны величины прироста подземной части, так как чрезвычайно сложно выявить прирост корней. Чтобы преодолеть эти трудности, аспиранткой Л. С. Благодатских начато изучение морфологии жизненных форм и динамики сезонного прироста мхов, а по корневым системам соответствующие работы начаты в 1969 г. аспирантом П. И. Швецом.

Непосредственные измерения фотосинтетической деятельности растений проводились в 1968—1969 гг. (В. М. Швецова и В. Л. Вознесенский). Выявлен суточный ход интенсивности потенциального и реального фотосинтеза ряда доминирующих видов цветковых в зависимости от различных погодных условий. По имеющимся данным о количестве листовой массы в сообществах возможно будет рассчитать величины «чистой ассимиляции». В дальнейшем предполагается исследовать фотосинтез у мхов и лишайников. Начаты работы по выявлению величин годичного опада и интенсивности разложения органического вещества; в этом отношении изучена биомасса и сезонная динамика почвенной микрофлоры (О. М. Паринкина) и состав, численность, сезонная динамика и биомасса почвенных беспозвоночных (Ю. И. Чернов). Предполагается расширение работ с привлечением миколога и почвоведов.

По вторичной продуктивности в течение ряда лет учитывались состав, численность, биомасса и сезонная динамика наземных позвоночных (А. А. Винокуров) и беспозвоночных (Ю. И. Чернов).

Результаты исследований стационара ежегодно обсуждались на Таймырских совещаниях, а в 1970 году доложены на симпозиуме по изучению, рациональному использованию и охране воспроизводимых природных ресурсов Крайнего Севера СССР в г. Свердловске и опубликованы в сборнике «Продуктивность биогеоценозов Субарктики». Сдан в печать первый том трудов стационара: «Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность». Материалы исследований представлены также в двух экспозициях на ВДНХ.

Тремя градусами южнее Таймырского биогеоценологического стационара, в южной части подзоны типичных тундр (пос. Агапа, 70° с. ш.) расположен Тай-

мырский комплексный стационар Биолого-почвенного факультета МГУ, руководимый чл.-корр. АН СССР В. А. Ковдой и к. б. н. В. Д. Васильевской. Исследования на стационаре, начатые в 1967 г., охватывают ряд вопросов, касающихся изучения растительного и почвенного покрова, первичной и вторичной продуктивности.

Проведено описание растительности (Е. Б. Павлова) и составлена геоботаническая карта стационара. Е. Б. Павловой и Ю. Г. Жарковой произведен учет фитомассы на стационаре и в районе ст. Тундра Норильской ж. д. (подзона южных кустарниковых тундр). На стационаре в 8 исследованных типах сообществ общий запас растительной массы колебался от 200 до 900 ц/га, надземная живая масса составляла в среднем 50—100 ц/га. В южных кустарниковых тундрах общая растительная масса равнялась 1100—1300 ц/га, причем надземной живой фитомассы было значительно больше (100—300 ц/га), нежели в северных тундрах. В обеих подзонах основу живой надземной массы составляют мхи (в среднем 40—100 ц/га), кустарники (березка карликовая 5—20 ц/га, ольховник 147 ц/га, ивы до 11 ц/га), кустарнички (кассиопа до 21 ц/га, дриада до 7 ц/га) и осоковые (до 8—20 ц/га). В 1969 г. собран материал по годичному приросту фитомассы для основных сообществ стационара.

В плане изучения вторичной продуктивности собраны материалы по гельминтофауне и фауне почвенных и водных беспозвоночных, проведен учет сезонной динамики их численности и массы (Н. М. Шалаева). Работниками НИИ сельского хозяйства Крайнего Севера Г. Д. Якушкиным, Б. М. Павловым, В. А. Зыряновым и В. А. Куксовым изучались численность и сезонная динамика основных промысловых животных. Особый акцент получили почвенные исследования (В. Д. Васильевская, В. В. Иванов, Л. Г. Богатырев). Помимо изучения морфологии почв и картирования, особое внимание был уделено химизму почв, динамике состава почвенных растворов по сезонам, характеристике глеевого процесса. Изучен химизм природных вод и закономерности миграции ряда химических элементов в тундровых ландшафтах. Получены данные по биологическому круговороту микроэлементов в системе почва—растения. Изучались также процессы оттаивания тундровых почв и их температурный режим в связи с фенологическим развитием растений.

Основные результаты работы стационара были доложены на совещании «Биологическая продуктивность и факторы, ее обусловливающие» (Москва, 22—25 декабря 1969 г.) и на симпозиуме в Свердловске.

Лесотундра

Стационар «Харп» («Северное сияние») Института экологии растений и животных УФАН (научный руководитель д. б. н. П. Л. Горчаковский) расположен в 13 км севернее ст. Лабытнанги близ северной окраины зоны лесотундры и занимает площадь 380 га.

Растительность стационара, описание и картирование которой в основном проведено (П. Л. Горчаковский, Г. В. Троценко и др.), представлена тундрами (53.5%), лиственничными редколесьями (16.4%), болотами (12.1%), прибрежно-водными группировками (7.7%), лугами (5.7%), зарослями кустарников (4.6%). На территории стационара выявлено 145 видов сосудистых растений, 69 мхов и 76 лишайников. Подробно охарактеризована грибная флора стационара и ряда прилежащих пунктов (Н. Т. Степанова, Л. В. Свирко, Л. К. Казанцева).

Для характерных растительных сообществ стационара получены данные по запасу фитомассы (Г. В. Троценко). Подробное изучение структуры фитомассы, приростов текущего года и опада у летне- и вечнозеленых кустарничков лесотундры было проведено Н. И. Андреяшкиной. Ею была сделана методически интересная попытка оценить листовой опад у летнезеленых кустарничков путем вычисления регрессии веса у опавших и зеленых (в конце вегетации) листьев. Оказалось, что величина листового опада примерно равна массе зеленых листьев в конце вегетации, так как разница между весом зеленых листьев и опавших была недостоверной даже при 5%-м уровне значимости.

Проведенные В. В. Барыкиной и Г. В. Троценко в течение трех вегетационных периодов (1966—1968 гг.) наблюдения над продуктивностью морошки и ягодных кустарников и кустарничков водяники, голубики, брусники показали значительные разногодичные колебания в их урожае.

Проводится изучение годичного прироста различных структурных частей лиственницы сибирской, зависимость его от возраста дерева и погодных условий (С. Г. Шиятов). Используя специально разработанный анатомо-морфологический метод определения возраста шишек лиственницы, удалось получить данные о закономерностях распределения в кроне деревьев шишек урожая разных лет. Начаты работы по изучению фотосинтеза, его суточной и сезонной динамики, специфики продуктов фотосинтеза (М. Г. Нифонтова).

Значительные почвенные и микробиологические исследования, проведенные в 1967—1969 гг. (В. П. Фирсова, Г. А. Кулай, В. С. Дедков, Н. Ф. Ищенко), включают изучение почвенного покрова и влияния микрорельефа на почвообразование: динамики температуры, влажности, окислительно-восстановительного потенциала, содержания алюминия, окисных и закисных форм железа; миграции органо-минеральных соединений; динамики общей численности микроорганизмов и их спорообразующих форм, олигонитрофилов, микроскопических грибов, актиномицетов.

аэробных целлюлозоразлагающих микроорганизмов и бактерий, восстанавливающих железо; биологической активности по выделению CO_2 и активности почвенных процессов; скорости разложения органических остатков и клетчатки; влияния различных источников питания на повышение нитрофицирующей способности почв.

Проведена классификация почв стационара, охарактеризованы их физико-химические и другие свойства и составлена почвенная карта крупного масштаба. Интересно отметить чрезвычайно низкую интенсивность разложения клетчатки (вследствие отсутствия целлюлозоразлагающих бактерий) и органических остатков. Например, убыль веса подстилки составила за 2 года 7%, мелких корней (до 1 мм) — 11%, а крупных корней (>1 мм) — 15% от первоначального веса. Итоги работы стационара обсуждались в декабре 1969 г., а также на симпозиуме в Свердловске.

Оценивая деятельность вышеупомянутых стационаров в плане работ по МБП, можно сделать следующее заключение.

На всех трех стационарах в той или иной мере собран базовый материал по растительности и почвам, проведено почвенное и геоботаническое картирование территории. В отношении флористического и фаунистического компонентов тундровых биогеоценозов наиболее полные и подробные исследования проведены на Таймырском биогеоценологическом стационаре. Напротив, комплекс почвенных исследований более полон на двух других стационарах.

Во всех трех пунктах собран материал по структуре и запасам фитомассы для основных сообществ, но, по-видимому, следовало бы в дальнейшем эти данные в какой-то степени интерпретировать и картографически.

Пока мы, к сожалению, не можем сказать, что имеется достоверный материал по основным показателям биологической продуктивности: полному годичному приросту и опаду. Это в значительной мере объясняется большими методическими трудностями, связанными с определением этих величин у доминирующих жизненных форм тундровых растений — кустарников, кустарничков, полукустарников, травянистых многолетников, мхов, лишайников и водорослей. По-видимому, в дальнейшем следует сосредоточить усилия именно в этом направлении, разрабатывая как прямые морфологические методы определения прироста, так и методы определения годичной продукции путем изучения фотосинтетической деятельности растений. Следует отметить также отсутствие калориметрических данных для различных частей фитомассы тундровых растений, что в дальнейшем явится тормозом при сравнении продуктивности тундровых сообществ как между собой, так и с фитоценозами других зон на единственно возможной универсальной энергетической основе.

В изучении вторичной продуктивности определенные успехи достигнуты на Таймырском биогеоценологическом стационаре, где проведены многолетние исследования по учету численности и биомассы как беспозвоночных, так и позвоночных животных.

Мы имели возможность осветить лишь деятельность трех стационаров, приславших свои отчеты. Несомненно большой круг исследований, судя по публикациям в периодической печати, ведется Кольским филиалом и Коми филиалом АН, а также рядом других учреждений.

Однако необходимо отметить, что на обширной территории тундровой зоны СССР сеть стационаров еще чрезвычайно скудна. Целые подзоны или зоны (например, арктической тундры, полярных пустынь), не говоря уже о провинциях, не имеют опорных пунктов для исследований по биологической продуктивности.

Продуктивность лесных сообществ [1]

Планомерные лесоустроительные и таксационные работы, проводящиеся на значительных территориях, дают массовый материал, характеризующий некоторые элементы общей продукции сообществ. Однако таксационные данные в отношении запасов и прироста стволовой древесины не могут заменить собой специальные исследования по биологической продуктивности. В программе-минимум по биологической продуктивности («Растительные ресурсы», № 4, 1967 г.) и наиболее прогрессивных национальных программах других стран основное внимание обращалось на необходимость изучения биологической продукции лесных сообществ (годичного прироста).

Важность изучения именно этого элемента общей продуктивности сообществ в настоящее время подчеркивается и в таксационных работах В. В. Антанайтиса, В. В. Загреева («Прирост леса», 1969 г.).

Сведения по общим запасам фитомассы и среднему периодическому приросту, имеющиеся во многих лесоводственных работах, в рамках МБП должны рассматриваться как необходимые, но первоначальные фоновые характеристики объектов изучения. С этих позиций ниже рассматриваются основные работы по биологической продуктивности лесов, проведенные в СССР за последние 2—3 года.[2]

---

[1] Составлено Г. Б. Гортинским.

[2] В обзор не включались многочисленные географические, геофизические и климатологические исследования, в результате которых получены ценные количественные, но косвенные характеристики потенциальной биологической продуктивности (продукционности) местообитаний.

Таежная зона европейской части СССР (ЕТС)

В Центрально-лесном Госзаповеднике (Калининская обл., Нелидовский р-н), расположенном в подзоне южной тайги (руководитель д. б. н. В. Г. Карпов, исполнители к. б. н. В. А. Абражко, к. б. н. В. А. Алексеев, к. б. н. Г. Б. Гортинский, В. А. Волков), в основных типах еловых лесов (ельники: сложный, чернично-кисличный, сфагново-черничный) анализируется запас надземной и подземной фитомассы всех компонентов фитоценозов, изучается фракционный состав фитомассы с определением листового индекса по ярусам и пологам, учитывается количество опада и скорость разложения подстилки.

Выведены основные закономерности многолетней динамики прироста стволовой древесины в изучаемых типах леса. Параллельно исследуются важнейшие факторы среды, влияющие на величину первичной продукции: режим лучистой энергии и осадков, температуры воздуха и почвы, динамика влаги и питательных веществ в почве. Изучаются некоторые элементы вторичной продукции: динамика численности воробьиных птиц и позвоночных (куницы и белки).

На Северной научно-исследовательской опытной станции Института лесоведения, находящейся в Рыбинском р-не Ярославской обл. (руководитель д. б. н. А. Я. Орлов, исполнители к. б. н. И. В. Каменецкая, к. б. н. В. В. Смирнов, к. б. н. К. В. Зворыкина), проводятся исследования запаса фитомассы и годичного прироста в сосняках — черничнике, долгомошнике, мшисто-лишайниковом и чернично-сфагновом. Было найдено, что эффективность работы весовой единицы хвои была одинаковой в различных типах леса (1.5 кг нетто-продукции на 1 кг). Фитомасса подземных органов и ее процент по отношению к запасу были наибольшими в сосняке мшисто-лишайниковом и наименьшими — в черничнике.

На Малинском стационаре БИН АН СССР (Московская обл.), находящемся в пределах хвойно-широколиственной подзоны (руководитель д. б. н. Н. В. Дылис, исполнители к. б. н. В. В. Смирнов, В. Г. Семенова, Л. С. Ермолова), проводятся работы по изучению круговорота органических веществ, зольных элементов и азота, а также и учет опада в ельнике крупно-папоротниковом. Анализировался сезонный прирост деревьев по высоте и диаметру, а также толстых корней методом «высечек» и с помощью дендрометров у ели, сосны, березы, осины, дуба, липы, клена и др. Определяли фитомассу травяного покрова в сообществах елово-березовом крупнопапоротниковом, дубово-осиннике скердовом, ельнике крупнопапоротниковом и липняке волосистоосоковом. Проведены химические анализы различных фракций фитомассы древостоев.

На стационаре «Воорема» Эстонской ССР (руководитель д. б. н. Т. Э.-А. Фрей) начаты работы по изучению и сравнительному анализу продукции ельников, дубрав и сельскохозяйственных посевов с основной целью определить КПД фитоценоза в целом и по фракциям в отношении степени использования солнечной радиации.

Таежная зона азиатской части СССР

Институтом леса СО АН СССР (руководитель к. с.-х. н. В. В. Протопопов) в 1969 г. завершены работы по анализу биологической продуктивности сосновых фитоценозов в связи с климатическими условиями на территории Средней Сибири (по меридиану от 66 до 51° с. ш.). Изучены запасы фитомассы в 33 древостоях и ее прирост (текущий периодический) в 26 сообществах. Исследовались различные типы сосновых лесов: лишайниковые, бруснично-зеленомошные, разнотравные остепненные и мертвопокровные в районах Нижней и Подкаменной Тунгуски, Красноярской лесостепи, Минусинской котловины и Тувинской АССР. Установлены величины потенциальной биологической продуктивности, общего запаса фитомассы и текущего прироста. Выявлены зависимости и рассчитаны уравнения связи между некоторыми таксационными и биометрическими показателями элементов древостоя, между климатическими индексами и средним приростом фитомассы древесного яруса.

Лесостепная и степная зоны

В Центрально-черноземном заповеднике (Курская обл.; ответственные исполнители д. б. н. Д. Л. Арманд, к. б. н. Ю. Л. Раунер, к. б. н. Л. Н. Соболев, к. б. н. В. Д. Утехин, к. г. н. К. С. Ходашева) определялся годичный прирост листвы и побегов дуба в снытевой дубраве. Рассчитан листовой индекс. Обоснованы принципы подробной классификации сообществ и составлена карта растительности изучаемых площадей. Изучаются ступени потребления фитомассы на стадиях вторичной продукции фитофагами, сапрофагами и хищниками. Разрабатываются методы интегральной оценки роли животных в использовании ими первичной продукции.

В учлесхозе ЛГУ «Лес на Ворскле» в Белгородской обл. (ответственные исполнители д. б. н. Т. К. Горышина, к. б. н. Ю. Н. Нешатаев и к. б. н. О. В. Петров) продолжаются работы по изучению первичной продуктивности, фотосинтеза и дыхания растений дубовых лесов в связи с почвенными условиями. Исследования ведутся в комплексе с геофизиками, почвоведами, энтомологами, зоологами, климатологами. Запас фитомассы и сезонный прирост дуба по диаметру анализируются в двух типах дубрав: липо-дубняке снытевом и дубняке осоковом. Определены запасы подземной части этих фитоценозов и динамика нарастания фитомассы растений напочвенного покрова. Изучена неоднородность почвенного покрова и динамика численности грызунов.

На Барабинском лесостепном стационаре «Карачи» в Новосибирской обл. Институтом почвоведения и агрохимии СО АН СССР изучаются биологическая продуктивность и запас фитомассы в березовых колках на солоди. Изучены почвенно-химические и гидрологические факторы, обусловливающие характер биологического круговорота и баланса химических органических веществ в элементах ландшафта.

В районе Тамбовской областной опытной станции Московским государственным университетом (научный руководитель чл.-корр. АН СССР В. А. Ковда, ответственные исполнители д. б. н. Ф. И. Левин и к. б. н. Е. М. Самойлова) проводятся исследования продуктивности в осиновых колках на луговой солоди. Показано, что биологическая продуктивность осиновых колков близка к таковой высокоствольных осиновых древостоев и значительно превышает продуктивность аналогичных колков в западносибирской лесостепи. Разработаны методы картографирования продуктивности культурных ландшафтов.

На Присамарском стационаре в Днепропетровской обл. комплексной экспедицией Днепропетровского университета (руководитель д. б. н. А. Л. Бельгард, исполнители к. б. н. А. П. Травлев, к. б. н. Н. А. Сидельник, к. б. н. М. А. Альбицкая, к. б. н. Н. М. Матвеев, к. б. н. В. Л. Булахов, к. б. н. Л. Г. Апостолов) анализируется продуктивность байрачных и поемных черноклéновых, липо-ясеневых дубрав, ольшатников и аренных сосняков. Исследуются структура и состав древостоев, запас фитомассы деревьев и растений напочвенного покрова. Разработана типология лесных сообществ в степи, установлены закономерности распределения животного населения в лесах.

В Лаборатории лесного почвоведения и микробиологии и на 11 опытных станциях Украинского н.-и. института лесного хозяйства (руководители к. б. н. И. И. Смольянинов и к. б. н. П. С. Пастернак) исследуются пути интенсификации биологического круговорота веществ в лесах УССР с целью повышения их продуктивности. Анализируются условия почвенного питания и разрабатывается система показателей интенсивности биологического круговорота веществ и почвенного питания древостоев.

Горные леса

В Тебердинском заповеднике в Ставропольском крае (руководитель д. б. н. А. А. Малышев) продолжается работа по изучению сосновых и пихтовых горных лесов по высотному экологическому профилю (1300—3000 м над ур. м.). Работы проводятся в комплексе с почвоведами, метеорологами, микробиологами.

Лимнологический институт СО АН СССР, Иркутская обл., на побережье оз. Байкал проводит комплексные исследования взаимосвязи водного режима и биологической продуктивности в лиственничных, сосновых, кедровых, пихтовых, березовых, ивовых и других сообществах, в частности на различных высотных уровнях вплоть до черничных пустошей. Определены запас фитомассы и многие статьи водного баланса, содержание минеральных веществ в растениях.

Лабораторией Крайнего Севера БИН АН СССР проводятся работы по изучению колебаний годичного прироста хвойных растений по данным, полученным в горных редколесьях и в крайних условиях существования в различных районах СССР (Н. В. Ловелиус).

Аналогичные данные по динамике годичного прироста ели получены сотрудниками лабораторий лесной зоны и экспериментальной фитоценологии БИН АН СССР при маршрутных и стационарных исследованиях в пределах северной, средней и южной подзон таежной зоны ЕТС.

Подводя итог далеко не полному обзору исследований по биологической продуктивности в лесах СССР, необходимо отметить, что абсолютное большинство работ находится еще на начальных этапах первичной характеристики объектов исследования. Изучение биологической продуктивности чаще всего ограничивается анализом запаса фитомассы некоторых элементов сообщества. Совершенно недостаточное внимание уделяется изучению собственно биологической продукции (приросту) сообщества. Слабо развиты комплексные исследования процессов накопления органического вещества и особенно этапов его первичного разрушения на стадии почвенных гетеротрофных микроорганизмов.

Баланс и круговорот веществ в количественных показателях зачастую не может быть рассчитан из-за отсутствия необходимых данных по опаду и отпаду компонентов общей фитомассы, а также величин потребления ее гетеротрофами.

Почти не разработаны экологические показатели факторов среды, влияющие на продуктивность сообществ. В отечественной литературе публикуется мало обзорных и методических работ, обобщающих статистический подход к элементам продуктивности, в частности математико-статистические методы таксации, успешно применяемые за рубежом. В связи с этим до сих пор остается открытым вопрос о точности определения годичного прироста в различных фитоценозах.

Следует особенно обратить внимание на то, что недостаточно изучается продуктивность зональных плакорных сообществ темнохвойной тайги европейской части СССР. В пределах средней и северной таежной подзон здесь нет ни одной научной станции или заповедника, на базе которых можно было бы проводить стационарные исследования в плане МБП. Необходимо в самое ближайшее время поставить вопрос об организации таких пунктов в пределах Костромской и Архангельской областей и Коми АССР.

Продуктивность луговых сообществ[1]

Лесная зона

Материковые равнинные луга. Лабораторией лесоведения БИН АН СССР закончен пятилетний цикл работ на Валдайском стационаре (руководитель д. б. н. Е. П. Матвеева, участники к. б. н. И. В. Сырокомская, к. б. н. И. С. Скалон, Е. Д. Мирошниченко) по изучению структуры, динамики и продуктивности лугов северо-запада лесной зоны европейской части СССР, в естественных условиях и при внесении удобрений (N30P45K45). Сообщества, в которых проводились исследования, составили следующий лесо-луговой сукцессионный ряд: I — ландышево-хвощево-злаковое; II — злаково-разнотравно-снытевое; III — злаково-разнотравно-гераниевое; IV — злаково-разнотравно-манжетковое. Учет продукции надземной массы проводился по методике А. П. Шенникова (1930 г.) с некоторыми изменениями. Подземная фитомасса учитывалась методом М. С. Шалыта (1950 г.), вертикальная структура — по А. М. Семеновой-Тян-Шанской (1966 г.), фенологические наблюдения — по И. В. Сырокомской и В. В. Липатовой (1966 г.). Первичная продукция указанных сообществ в естественных условиях характеризуется следующими цифрами (в т/га): I — 1.4—1.7; II — 1.3—2.2; III — 1.1—2.4; IV — 2.1—3.6 (колебания вызваны изменением погодичных метеорологических условий); подземная масса для I — 21.1; II — 21.6—32.9; III — 26.1—37.8; IV — 34.0—38.2.

Внесение минеральных удобрений дало прибавку надземной массы на 18—80%. возрастание общего количества и размеров генеративных побегов, разрастание злаков, увеличение подземной массы.

Изучение состава и строения III и IV сформировавшихся природных луговых сообществ показало их устойчивость, позволяющую устанавливать определенные дискретные таксономические единицы. Несформировавшиеся опушечные I и II лесолуговые сообщества обладают лабильной структурой, колеблющимся соотношением видов при сохранении флористического состава. Такие сообщества со сменно-доминатным комплексом видов следуем выделять в особую категорию таксономических единиц.

На научно-опытной станции БИН АН СССР в пос. Отрадном[2] (Приозерский район Ленинградской обл.) продолжались комплексные работы по выявлению закономерностей биопродукционного процесса на суходольных полидоминантных лугах в зависимости от различных мер воздействия (сроков скашивания, применения удобрений, подсева). Особое внимание уделялось апробации и дальнейшему развитию приемов и методов исследования (научные руководители к. б. н. В. М. Понятовская — БИН АН СССР; д. б. н. В. В. Пономарева, д. б. н. Т. В. Аристовская, к. б. н. И. В. Игнатенко — Центральный музей почвоведения им. В. В. Докучаева; к. г. н. Е. Н. Романова — ГГО им. Воейкова). Для выявления ритма нарастания, отмирания и опада растительной массы, накопления и разложения мертвых частей растений разработана методика круглогодичных наблюдений. Впервые для лугов составлены кривые круглогодичного хода вегетации. Получены данные по количественной характеристике круглогодичных изменений общих запасов растительной массы цветковых и споровых растений и динамике их зольного состава.

На Камчатском стационаре (Биолого-почвенный институт ДФ СО АН СССР) лабораторией геоботаники (руководитель работ к. б. н. К. Д. Степанова, исполнители В. Л. Морозов, Н. Н. Качура, Г. А. Белая, М. А. Щербова, Н. А. Марченко) продолжалась разработка темы «Биологическая продуктивность травяных сообществ: I — крупнотравного (*Filipendula camtschatica*) и II — вейникового (*Calamagrostis langsdorffii*) с эколого-биологической характеристикой их основных компонентов», представляющих наибольший практический интерес. Кроме того, исследования ведутся на участках II — посева клевера красного с тимофеевкой луговой и IV — разнотравном под пологом каменно-березового леса. Средняя урожайность зеленой массы и абсолютно сухого вещества составляют соответственно (в т/га): для I — 35.0 и 4.5; для II — 19.0 и 6.8; для III — 22.0 и 6.1; для IV — 11.0 и 3.0. Изучение светового режима и фотосинтеза крупнотравья показало, что сообщество I наиболее полно использует поступающую ФАР, пропуская к поверхности почвы менее 1% видимой радиации. Абсолютные величины фотосинтеза в условиях максимального снабжения CO_2 достигают при высоких освещенностях более 100 мг/г час.

---

[1] Составлено Н. П. Гуричевой. К сожалению, обзор не полный, так как секция РТ получила сообщения о ведущихся работах не от всех луговедов. О работах, ведущихся по указанной тематике в советской Прибалтике, см. Е. П. Матвеева «Луга советской Прибалтики», 1967. Изд. «Наука», Л.

[2] Более подробно см. В. М. Понятовская и др., 1970, Бот. журн., 55, 11.

Лесостепная зона

В условиях лесостепи (тема 4.4) на стационаре «Карачи» (Барабинский лесостепной стационар Института почвоведения и агрохимии СО АН СССР), научные руководители д. б. н. Р. В. Ковалев (Инст. почвоведения и агрохимии СО АН СССР), д. с.-х. н. Н. И. Базилевич (Почвенный инст. им. Докучаева), д. б. н. А. В. Куминова (Лаборатория геоботаники Центр. сиб. бот. сада СО АН СССР), участники: Т. Н. Рябова, А. П. Трубецкая, В. Г. Мордкович, Н. А. Попова, В. М. Курочев (Инст. почвоведения и агрохимии СО АН СССР); Н. П. Чижикова, А. Е. Ярилова, Л. С. Травникова, В. В. Келлерман, А. И. Горина, Б. П. Шевченко (Почвенный институт им. Докучаева); Т. А. Вагина, Н. Г. Шатохина, Т. В. Енкина (Центр. сиб. бот. сад СО АН СССР); А. А. Титлянова (Новосиб. унив.); Г. М. Дзюба, У. Петров (Новосиб. пед. инст.), И. И. Логинов (Убинская опытно-мелиорат. станция), изучение луговых сообществ проводилось в связи с решением комплекса задач, в частности изучения биологического круговорота и баланса химических веществ в лесостепных ландшафтах. Исследования велись в следующих генетически однородных серийных сообществах, соответствующих луговой катене:

I′ — солонцеватый разнотравно-типчаково-пырейный луг (Agropyrum repens var. glaucum + Festuca pseudovina + Artemisia pontica) на лугово-степном среднестолбчатом солонце;

I — остепненный злаково-разнотравный луг (Calamagrostis epigeios + Festuca pseudovina + Stipa joannis + Peucedanum morisonii) на луговостепном глубокостолбчатом солонце;

II — солончаковый разнотравно-вейниковый луг (Calamagrostis epigeios + Poa angustifolia + Galatella biflora + Vicia cracca) на черноземно-луговой солонцевато-солончаковатой почве;

III — солончаковый бескильницевый луг (Puccinellia distans) на луговом (задернованном) корковом солонце;

IV — солончаковый ячменный луг (Hordeum brevisubulatum) на луговой осолоделой солонцевато-солончаковатой почве;

V — светлуховое болото (Scolochloa festucacea) на торфянисто-болотной осолоделой почве;

VI — солончаковый горькушево-пырейный луг (Agropyrum repens + Saussurea amara) на луговом высокостолбчатом осолоделом солонце.

VII — влажный злаково-разнотравный луг (Calamagrostis neglecta + Poa palustris + Cirsium esculentum) на торфянисто-болотной осолоделой почве;

VIII — осоково-светлухово-вейниковое болото (Calamagrostis neglecta + Scolochloa festucacea + Carex gracilis) на торфяно-болотной почве.

Исследования показали, что вариабельность растительных сообществ вызвана неустойчивостью факторов среды. Отмечено преобладание многолетних травянистых растений, преимущественно корневищных и стержнекорневых. Величина биологической продуктивности находится в тесной зависимости от экологической обстановки; большое влияние оказывают сезонные засухи, вызывающие глубокую депрессию, особенно на солонцах и засоленных почвах. Максимальный прирост происходит во второй половине лета (по окончании засухи). В засушливый 1968 г. величина продукции органической массы (фитомасса надземная+подземная, ветошь, подстилка) в период максимального развития травостоев (август) была (в т/га): I — 32.85; II — 48.42; III — 25.46; IV — 49.32; VIII — 124.1. В структуре подземной части биомассы участвуют живые и мертвые корни, принадлежащие сообществу, относящемуся к прошлой стадии развития, характеризовавшейся более высокой обводненностью и заболоченностью (корневища тростника, например, прослеживаются в слое почвы 20—70—80 см в сообществах от II до VIII). Поэтому удельный вес корней в общей органической массе в серийных сообществах повышается. Соотношение надземной массы к подземной выражается как 1 : 15, а на болотах 1 : 30. Общий запас фитомассы растительных сообществ на катене колеблется от 2.1 до 126.8 т/га; минеральных элементов, потребляемых растениями, — от 878 до 4420 кг/га. Накопление зольных элементов и азота в фитомассе зависит от ее величины и видового состава. В I′ и I, где злаковые составляют 50—80%, ведущее значение имеют N, Si, K; во II, где 25% массы составляют бобовые (*Vicia cracca*, *Medicago falcata*), повышено содержание N, Ca и Cl (за счет галофильных видов); в III, кроме N и K, имеются Na и Cl. На болотах ведущее значение приобретает Si. Величина опада в разных сообществах составляла от 22 до 75% от общей массы. С опадом в почву (за летний период) вносится от 212 до 1837 кг/га минеральных элементов. Наиболее интенсивно биологический круговорот идет в I и IV, затем II, VIII и, наконец, в III сообществах (по данным Т. А. Вагиной и Н. Г. Шахотиной).

Пойменные луга

В степной зоне (тема 5.2) на Нижне-Маныческом биогеоценологическом стационаре н.-иссл. инст. биологии при Ростовском университете (пойма Дона близ с. Арпачин, в 46 км к северу от г. Ростова; научный руководитель проф. Л. И. Номоконов, исполнитель С. Н. Качалкин) изучалась динамика надземной фитомассы в следующих сообществах: 1 — пырейник чистый (Agropyrum repens), 2 — пырейник кермековый (A. repens + Limonium gmelinii), 3 —

узколистномятличник осочково-разнотравный (Poa angustifolia + Carex praecox + + разнотравье).

Использован укосный метод (пл. 1 м^2 в 10-кратной повторности) с разбором фитомассы на виды, с раздельным учетом зеленой массы, и старики. Колебания общего веса фитомассы (соответственно сырого и абсолютно сухого) в течение периода с V по VIII месяцы были (в т/га) для сообществ:

1 — 2.117; 3.574; 3.544; 3.132 и 0.706; 2.048; 1.779; 1.917
2 — 1.005; 1.634; 2.242; 2.970 и 0.402; 0.693; 0.984; 1.611
3 — 3.511; 3.171; 4.143; 3.312 и 1.449; 1.440; 1.870; 2.037

В пустынной зоне на Чуйском геоботаническом стационаре АН КазССР (низовья р. Чу; Фурмановские разливы; научный руководитель к. б. н. О. М. Демина, исполнители: Г. К. Зверева, Л. Х. Янгалычева) велись работы по определению надземной и подземной фитомассы сообществ тростникового (в различных условиях затопления и использования) и ячменевого (*Hordeum bogdanii*). Методика: укосный метод (1 м^2 в 10-кратной повторности) для надземной фитомассы и метод монолитов (50×50 см^2 в 2-кратной повторности до глубины грунтовых вод — 140—180 см) для подземной. В результате получены первые сведения о количестве фитомассы на пойменных лугах в пустынной зоне Казахстана. Выявлено влияние на продуктивность продолжительности затопления.

Горные луга

В горных районах работы по изучению биологической продуктивности луговых ценозов проводятся в основном в субальпийском и альпийском поясах. Работы этого направления ведутся в Тебердинском заповеднике (тема 8.7; научный руководитель д. б. н. А. А. Малышев, исполнитель к. б. н. Н. Ф. Храмцова), где проводятся исследования сезонной динамики урожайности горных лугов (методика: укосы на 4 постоянных площадках 4 раза за сезон в 6-кратной повторности); изучение биологической продуктивности надземной массы (на основе материалов по численности и продуктивности популяций) в сообществах пестрокостровой ассоциации (3 пл., 2350, 2550 и 2750 м над ур. м.); определение семенной продуктивности (путем подсчета числа генеративных побегов, числа и веса семян на 80 однометровых пл.) в сообществах той же ассоциации.

В субальпийском поясе Центрального Кавказа (тема 8.8; научный руководитель д. б. н. М. Ф. Сахокия, участники к. б. н. Г. Х. Нахуцришвили и А. К. Чхиквадзе) в Казбегском районе Грузии (абс. выс. 1900 м над ур. м.) ведутся работы по изучению динамики надземной и подземной фитомассы в сообществах (1) Bromo (variegati) — Agrostidetum (capillaris) trifoliosum (ambigui) на склоне южной экспозиции (уклон 2—3°); почва — горнолуговая, маломощная, сильно скелетная, слабо задернованная; проективное покрытие травостоя 90—100% и (2) Festucetum (variae) mixtoherbosum — склон западной экспозиции; почва — горнолуговая, сильно задернованная; проективное покрытие 100%. Круглогодично 1 раз в 15 дней берутся образцы в виде монолитов в 20 см^3 через каждые 10 см по высоте, в 5-кратной повторности; определяется вес листьев побегов и генеративных частей, определяется раздельно вес злаков, бобовых, разнотравья и осоковых. Подземная масса определяется в те же сроки. Образцы берутся через каждые 5 см до глубины 20 см и 1 раз в год (VII) на глубину до горной породы. Вес фитомассы каждого вида дополнительно определяется с площадок в 20×20 см в 5-кратной повторности. Наибольшая надземная масса определена в сообществах Agrostidetum trifoliosum в середине VII — 588 г/м^2 (абс. сух. вес). Наибольший вес подземной массы отмечен в конце V и конце VIII, 2000—2500 г/м^2, наименьший — в середине VII, 1372 г/м^2. Структура фитомассы в период максимального веса: в слоях 0—10 и 10—20 см преобладают листья злаков; в 20—30, 30—40 и 40—50 см преобладают генеративные части злаков; бобовые и разнотравье дают в 2—3 раза меньшую массу (выше 30 см листьев названных групп растений почти нет, в слое 40—50 см отмечены лишь генеративные побеги).

В Киргизии Лабораторией геоботаники Института биологии АН Киргизской ССР ведутся работы на двух стационарах (тема 8.10; научные руководители д. б. н. И. В. Выходцев и д. б. н. В. А. Шарашова).

I. Предгорья северного склона хр. Киргизский Ала-Тоо (ур. Талды-Булак на водоразделе рек Ак-Су и Кара-Балты, исполнитель к. б. н. И. Г. Корнева). Исследования проводятся в ассоциациях: 1) бородачевой (Andropogon ischaemum) абс. выс. 1200 м; 2) пырейно-инуловой (Agropyrum trichophorum + Inula grandis), абс. выс. 1350 м; 3) разнотравно-пырейной (Agropyrum trichophorum + разнотравье) абс. выс. 1250 м.

II. Урочища Чон-Курчак (басс. р. Аламедин и ее притока Чон-Курчак, исполнители к. б. н. Р. Н. Ионов, к. б. н. Л. П. Лебедева). Исследования проводятся в ассоциациях: 1) высокотравной злаково-разнотравной (Aegopodium alpestre + + Ligularia heterophylla + Helictotrichon pubescens + Poa pratensis + Dactylis glomerata), лесолуговой пояс, абс. выс. 2000 м; 2) злаково-разнотравно-манжетковой (Alchimilla retropilosa + Aegopodium alpestre + Phleum phleoides), субальпийский пояс, абс. выс. 2400 м; 3) злаково-разнотравно-флемисовой (Phlomis oreophila + + Alchimilla retropilosa + Ligularia thomsonii + Agrostis alba), субальпийский пояс, абс. выс. 2200 м. Основная цель исследований — определение продуктивности естественных пастбищ в течение вегетационного периода, а также динамики биомассы и структурных изменений травостоя. Надземная масса определяется укосным методом на невыпасаемых (огороженных) участках. Сбор образцов проводится через 10—20 дней, срезается (у поверхности почвы) травостой с учетных площадок в 0.25 м^2 в 12—25-кратной повторности. Образцы разбираются по видам с разделением зеленой и сухой массы и учетом массы неперегнивших надземных частей растений (опад).

На Байкале Лабораторией геоботаники и дендрохронологии Лимнологического инст. СО АН СССР ведутся работы по изучению водного обмена и его связи с накоплением биомассы и минеральных веществ в ней с целью установить влияние растительности на режим озер. Руководители работы д. б. н. Г. И. Галазий, д. б. н. И. Н. Бейдеман, д. б. н. Л. Н. Тюлина, исполнители: В. Н. Паутова, П. К. Гагарин, М. К. Шимарева, В. Н. Моложников. На восточном побережье оз. Байкал, в долине р. Шумилихи в субальпийском поясе, исследованиями охвачены следующие ассоциации: высокотравных лугов, в основном на горнолуговых дерново-перегнойных почвах с близким стоянием грунтовых вод — разнотравно-дорониково-чемерицевая, разнотравно-дороникою-гераниевая, ассоциации мелкотравных лугов — влажные осоково-луково-моховые, влажные разнотравно-осоково-моховые.

Изучение биомассы производится общепринятым методом — срезанием травостоя с единицы площади с уточнениями, предложенными Сочавой, Липатовой и Горшковой (1962). В исследованиях используются методы Свешниковой (1962), Паутовой (1969), Цельникер (1966), Молчанова (1968), Бейдеман (1969), Родина, Ремезова и Базилевич (1968). Результаты опубликованы в книге «Природа Ушканьих островов на Байкале» (1969). Ассоциации этой группы расходуют наибольшее количество воды — свыше 300 мм за сезон вегетации. Ежегодная продукция надземной массы невелика — 30.0 т/га, запас подземной массы вдвое больше. Летнезеленые растения субальпийского высокотравья отличаются чрезвычайной интенсивностью жизненных процессов: высокой транспирацией (до 2000 мг/г·час), повышенной зольностью (7—10% на абс. сух. вещество).

Как видно из краткого обзора, изучение биологической продуктивности луговых сообществ в основном ведется по сокращенной программе в плане общего ознакомления с запасами и динамикой накопления и утилизации надземной и подземной фитомассы.

Основным методом учета надземной фитомассы остается укосный метод с вариациями в величине укосных площадок (1 м^2, 0.25 м^2, 0.04 м^2) и количества повторностей и метод монолитов (послойный учет растительной массы); для определения подземной фитомассы используется метод Шалыта (1950). Наиболее комплексно процессы биологической продуктивности изучаются на стационарах БИНа АН СССР в Отрадном и Института почвоведения и агрохимии СО АН СССР в «Карачи».

Секретарь секции РТ Сов. Нац. комитета по МБП *Н. П. Гуричева*,
Г. Б. Гортинский и *В. Ф. Шамурин*.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

В СОВЕТЕ ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВЕ

30 марта 1971 года состоялось заседание Совета ВБО, на котором было заслушано сообщение о работе Всесоюзного ботанического общества за 1.5 года. Сообщение было сделано вице-президентом общества О. В. Заленским.[1]

На этом заседании обсуждались также организационные вопросы, связанные с подготовкой к проведению XII Международного ботанического конгресса. Сообщение о ходе подготовки к конгрессу сделал чл.-корр. АН СССР А. Л. Тахтаджян.

Был рассмотрен вопрос об ученом секретаре ВБО.

Г. Б. Гортинский подал заявление с просьбой освободить его от обязанностей ученого секретаря, которые ему трудно выполнять в связи с длительными выездами на Южнотаежный стационар Ботанического института АН СССР. Просьба Гортинского была удовлетворена.

Президиум ВБО наметил кандидатуру нового ученого секретаря В. А. Алексеева, старшего научного сотрудника Отдела геоботаники БИНа, специалиста в области экологической физиологии растений.

Было принято решение кооптировать В. А. Алексеева в состав Совета Всесоюзного ботанического общества.

В. А. Алексеев избран и. о. ученого секретаря ВБО.

Совет ВБО вынес постановление о проведении очередного, V съезда Всесоюзного ботанического общества в г. Киеве.

Член Президиума Совета ВБО *Т. К. Гордеева.*

Всесоюзное ботаническое общество,
Ленинград.

(Получено 12 V 1971)

---

[1] Доклад будет опубликован в «Ботаническом журнале».

По независящим от редакции справочника «Гербарии Советского Союза» причинам издание справочника задержалось, и он будет сдан в печать в 1972 г. Ввиду этого просим всех заведующих Гербариями прислать до 1 сентября 1971 г. в наш адрес сведения о тех изменениях (в личном составе, в составе коллекций и пр.), которые произошли за последнее время. Все эти данные будут учтены нами, если они поступят в указанный срок. Если редакция не получит своевременно новых данных, будет опубликован текст, присланный ранее.

И. Т. Васильченко.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Vol. LVI *No. 6*

June 1971

BOTANICAL JOURNAL

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

Page

A. Laisk, H. Moldau, T. Nilson, J. Ross and **H. Tooming.** On the modelling of the productive process of the vegetation. (8 textfigures) 761

N. S. Golubkova. A contribution to the knowledge of the lichenoflora of Mongolian People's Republic. (1 textfigure) 777

M. V. Baranova. On the dwarf lily *Lilium pumilum.* (5 textfigures) 787

A. S. Dariyev. A comparative-anatomical investigation of the tribe *Hibisceae.* I. Leaf structure in some species of *Gossypium.* (2 textfigures) . 798

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH 807

G. D. Dymina. Methods of estimating the economic productivity of a sward in meadow communities. (807).

K. A. Nekrasova and **V. N. Maximov.** Investigation of the indicational properties of algae by means of the methods of mathematical planning. (2 textfigures). (819).

NEW TAXA 826

S. J. Lipschitz. *Saussurea abnormis* species nova. (1 textfigure). (826). — **I. A. Shilkina.** A new species of *Anacardioxylon* from the Tertiary deposits of eastern Transcaucasia. (1 plate). (827).

REPORTS 830

G. N. Sadovnikov. Petrified arthrocauline plants from the Tutonchan suite (Upper Permien) of the Tunguska river basin. (2 textfigures a. 2 plates) (830). — **E. A. Tzagareli.** Meotic flora of Guria (S.-W. Georgia). (836). — **V. B. Kasinov.** Some comments on the biological isomery (in connection with the paper by U. A. Urmantzev, 1970). (838). — **T. Poćs.** Studies on the mountain bryoflora of the Hā-Giang Province (Democratic Republic Vietnam). Musci. (6 textfigures). (845). — **V. S. Novikov** and **U. E. Alexeyev.** On the northern limit of the distribution of *Carex disticha* Huds. in central Russia. (1 textfigure). (853). — **V. I. Matveyev.** An adventitous plant new for the Kuybyshev Region. (856). — **U. M. Miroshnichenko.** The effect of burning on *Stipa decipiens* steppes in Mongolian People's Republic. (857). — **E. V. Shliakova.** On the weed-infestation of fields in the Mezenj District of the Archangelsk Region. (863). — **P. G. Zhukova** and **A. D. Tikhonova.** Chromosome numbers of certain plant species indigenous to the Chukotskiy province. (1 textfigure). (868). — **N. D. Lunin.** The structure of the fruit of *Sesamum indicum* L. (3 textfigures). (875). — **E. G. Shoferistova.** The development of the essentialoil glands in *Lavandula vera* DC. and *L. spica* L. with special reference to the biological role of the essential oil. (2 textfigures). (882). — **N. A. Zhuravliova, N. F. Griniova** and **A. A. Gorshkova.** Nitrogen and phosphorus content in steppe plants of Transbaikalia. (1 textfigure). (891).

REVIEWS 895

T. K. Yurkovskaya. *K. Tolonen.* On the development of bogs in the Finnish northern Karelia. (895). — **L. S. Balashov.** *Bradis E. M.* and *A. F. Bachurina.* Mires of Ukr. S. S. R. (898). — **A. K. Skvortzov.** Index Holmensis. A phytogeographical index of the World. Vol. 1. *Equisetales. Gymnospermae.* 1969. (899).

CHRONICLE 903

B. P. Kolesnikov and **G. M. Pikalova.** Vegetation and industrial pollutions. (A scientific-coordinational conference held in Sverdlovsk on November 26—28, 1969). (903). — **N. P. Guricheva, G. B. Gortinsky** and **V. F. Shamurin.** Investigation of the primary productivity of terrestrial plant communities in the U. S. S. R. (the status of the research-work by 1970). (907).

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

А. Лайск, Х. Молдау, Т. Нильсон, Ю. Росс и **Х. Тооминг**. О моделировании продукционного процесса растительного покрова. (С 8 рис.) 761

Н. С. Голубкова. К флоре лишайников Монгольской Народной Республики. (С 1 рис.). 777

М. В. Баранова. О карликовой лилии *Lilium pumilum*. (С 5 рис.) 787

А. С. Дариев. Сравнительноанатомическое исследование трибы *Hibisceae*. I. Строение листьев некоторых видов *Gossypium*. (С 2 рис.) . . . 798

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 807

Г. Д. Дымина. Методика определения хозяйственной продуктивности травостоя в луговых сообществах. (807). — **К. А. Некрасова** и **В. Н. Максимов**. Изучение индикационных свойств водорослей с помощью методов математического планирования. (С 2 рис.) (819).

НОВЫЕ ТАКСОНЫ 826

С. Ю. Липшиц. *Saussurea abnormis* species nova. (С 1 рис.) (826). —**И. А. Шилкина**. Новый вид *Anacardioxylon* из третичных отложений восточного Закавказья. (С 1 табл. рис.) (827).

СООБЩЕНИЯ 830

Г. Н. Садовников. Окаменелости членистостебельных из тутончанской свиты (Верхней Перми) Тунгусского бассейна. (С 2 рис. и 2 табл. рис.). (830). — **Е. А. Цагарели**. Мэотическая флора Гурии (юго-западная Грузия). (836). — **В. Б. Касинов**. Некоторые замечания о биологической изомерии (по поводу статьи Ю. А. Урманцева, 1970). (838). — **Т. Поч**. Исследование горной бриофлоры провинции Хажанг (ДРВ). *Musci*. (С 6 рис.). (845) — **В. С. Новиков** и **Ю. Е. Алексеев**. О северной границе распространения *Carex disticha* Huds. в Средней России. (С 1 рис.). (853). — **В. И. Матвеев**. Новое для Куйбышевской области адвентивное растение. (856). — **Ю. М. Мирошниченко**. Влияние выжигания на тырсовые (*Stipa decipiens*) степи в Монгольской Народной Республике. (857). — **Е. В. Шлякова**. О засоренности посевов Мезенского района Архангельской области. (С 1 рис.). (863). — **П. Г. Жукова** и **А. Д. Тихонова**. Хромосомные числа некоторых видов растений Чукотки. 1. (С 1 рис.). (868). — **Н. Д. Лунин**. Строение плода кунжута *Sesamum indicum* L. (С 3 рис.). (875). — **Е. Г. Шоферистова**. Развитие эфирномасличных железок *Lavandula vera* DC. и *L. spica* L. и биологическая роль эфирного масла. (С 2 рис.). (882). — **Н. А. Журавлева, Н. Ф. Гринева** и **А. А. Горшкова**. Содержание азота и фосфора в степных растениях Забайкалья. (С 1 рис.). (891).

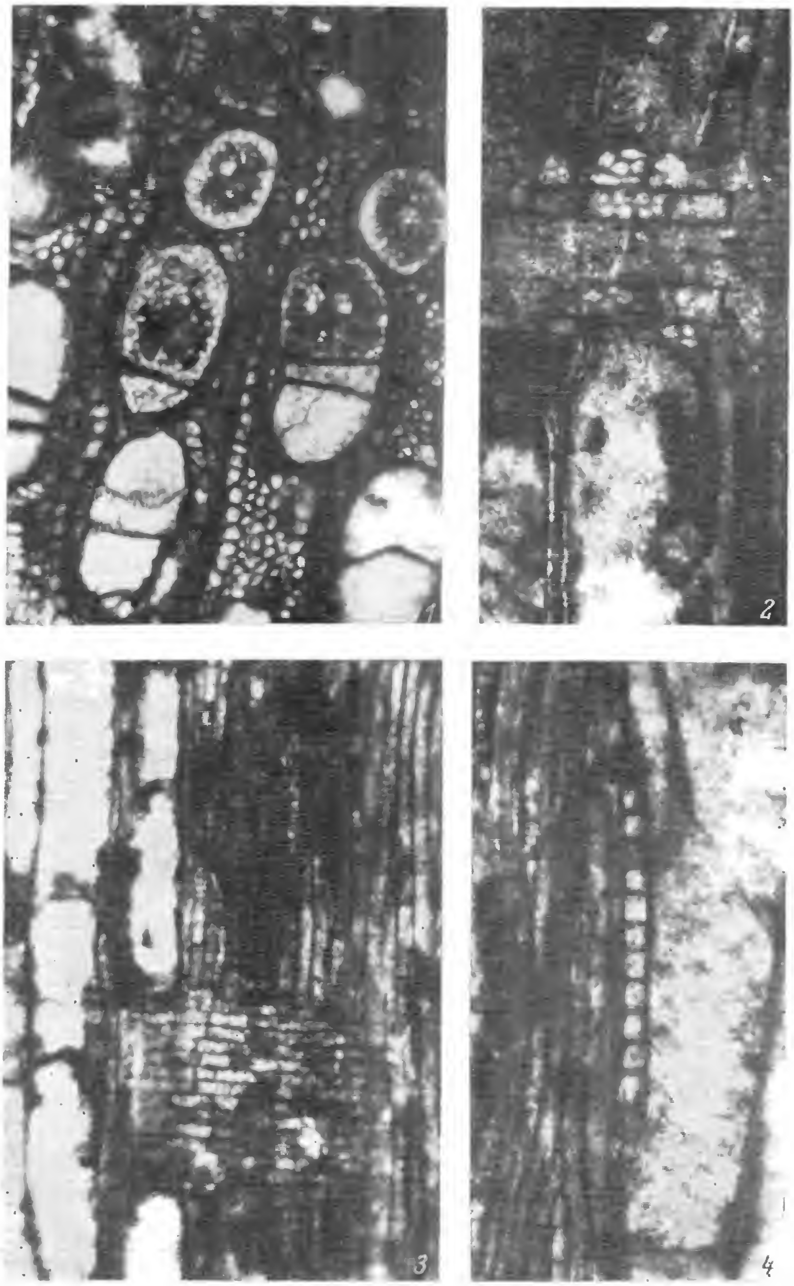
КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 895

Т. К. Юрковская. *К. Толонен*. О развитии болот в финской Северной Карелии. 1967. (895). — **Л. С. Балашев**. *Е. М. Брадис, А. Ф. Бачурина*. Болота. 1969. (898). — **А. К. Скворцов**. Индекс Хольмензис. Мировой ботанико-географический указатель. 1969. (899).

ХРОНИКА 903

Б. П. Колесников и **Г. М. Пикалова**. Растительность и промышленные загрязнения (научно-координационное совещание в Свердловске 26—28 XI 1969). (903). — **Н. П. Гуричева, Г. Б. Гортинский** и **В. Ф. Шамурин**. Изучение первичной продуктивности наземных растительных сообществ в СССР (состояние работ к 1970 г.). (907).

К ст. И. А. Шилкиной стр. 829



Anacardioxylon cataricum **Shilkina, sp. n. Голотип. Обр. 1, колл. 705. В. сармат, гора Катар, Азербайджан.**

1 — поперечный разрез, увел. 110; *2* — радиальный разрез: поры между стенками лучевых клеток и сосуда, увел. 240; *3* — радиальный разрез, общий вид, увел. 110; *4* — однорядный луч в тангентальном разрезе, увел. 240.

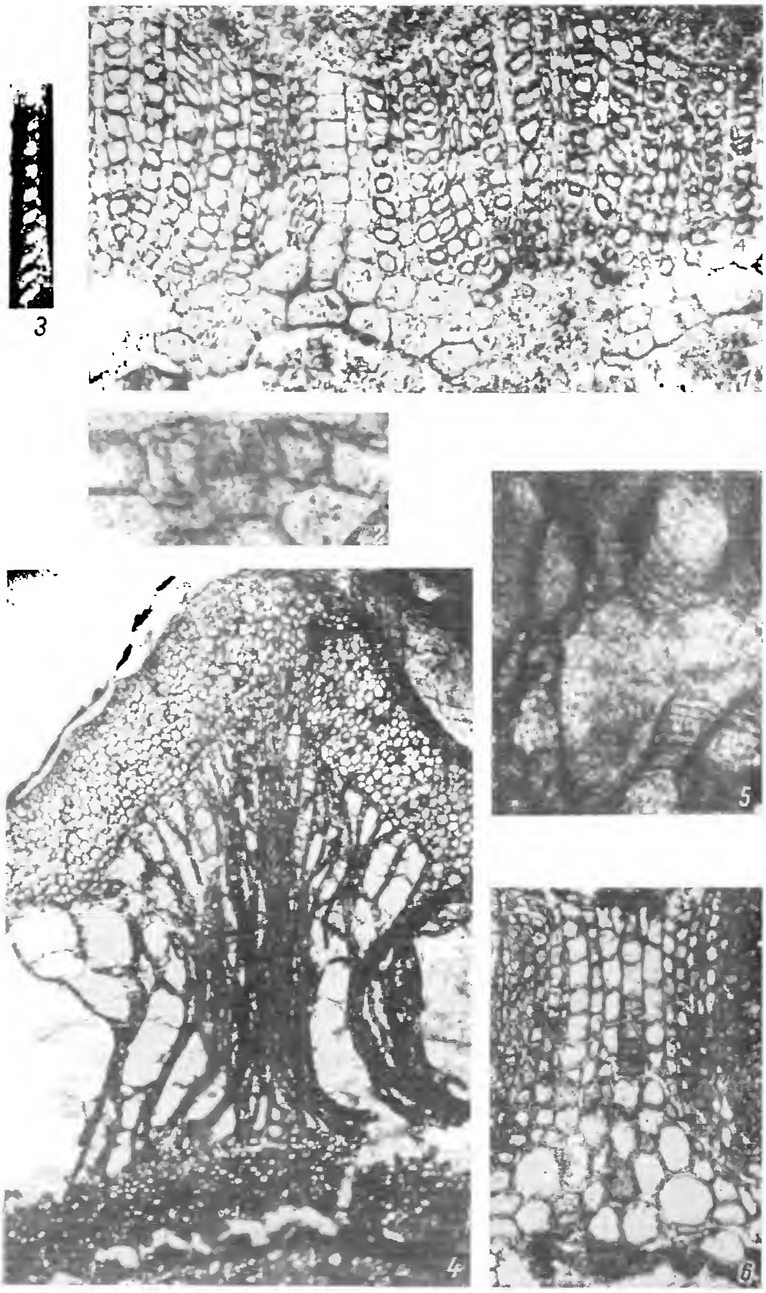


Таблица I

Arthropitys (?) *prynadae* Sadovnikov sp. n.

1 — поперечный срез части центрального цилиндра (увел. 10). Обр. ГИН 3760/2, преп. «а»; *2* — устьице стебля (увел. 500). Обр. ГИН 3760/1 (голотип), преп. «д»; *3* — фрагмент трахеиды вторичной ксилемы (увел. 300), обр. ГИН 3760/1 (голотип), преп. «е»; *4* — участок поперечного среза стебля (увел. 20), видны стенка сердцевинной полости, ткани центрального цилиндра и мощная первичная кора с лакунами, обр. ГИН 3760/1 (голотип), преп. «а».

Arthropitys (?) *tunguskana* Sadovnikov sp. n.

5 — трахеиды первичной ксилемы (увел. 300), обр. ГИН 3760/5, преп. «а»; *6* — первичный сердцевинный луч (увел. 100) обр. ГИН 3760/5, преп. «а».

К ст. Г. Н. Садовникова, стр. 833

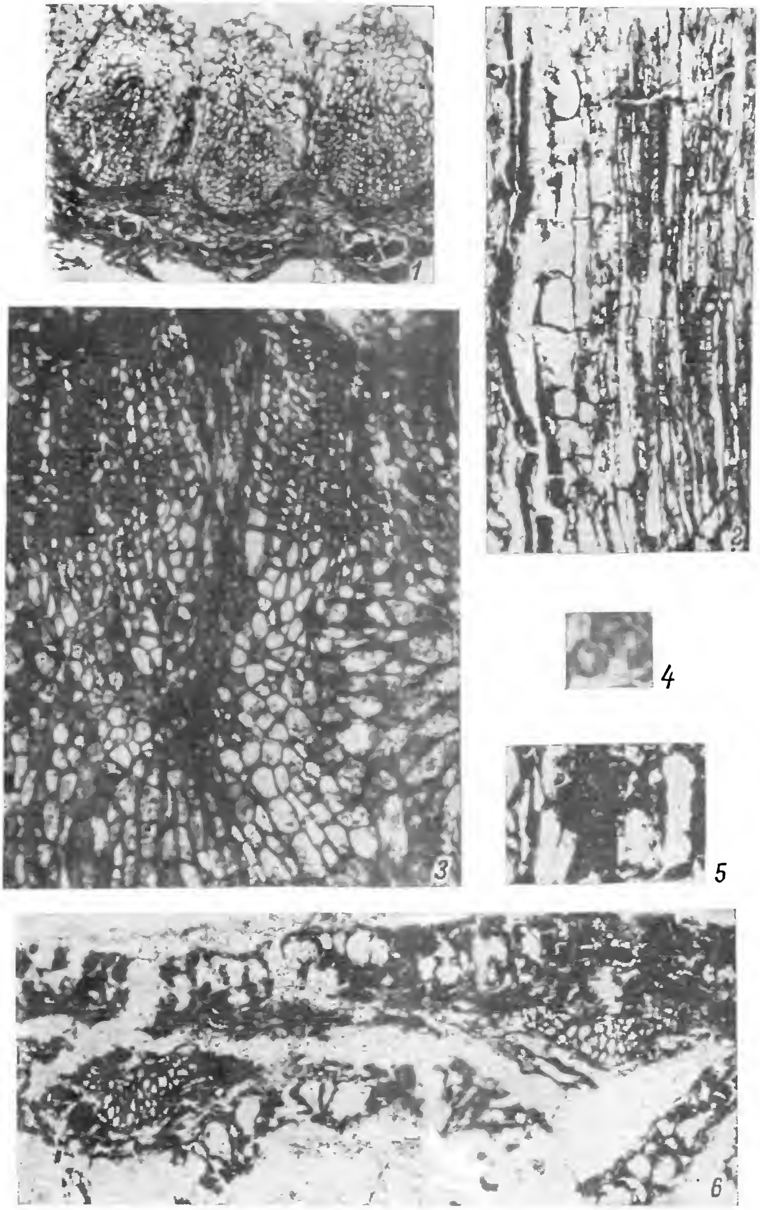


Таблица II

Arthropitys (?) *tunguskana* Sadovnikov sp. n.

1 — участок поперечного среза стебля (увел. 40); видны проводящие пучки и клетки с темным содержимым во внутренней первичной коре, обр. 3760/6 (голотип), шлиф «а»; *2* — участок радиального сечения стебля (увел. 100), видны лестничные и точечные трахеиды вторичной ксилемы, удлиненные клетки сердцевинных лучей и прозенхимные клетки с темным содержимым в сердцевине, обр. ГИН 3760/5, преп. «в»; *3* — поперечный разрез проводящего пучка стебля (увел. 200), видны лестничные и точечные трахеиды первичной ксилемы, вторичная ксилема и листовой след, обр. ГИН 3760/6 (голотип), преп. «а»; *4* — проблематичные образования из клеток палисадной паренхимы листа (увел. 500), обр. ГИН 3760/6 (голотип), преп. «а»; *5* — участок палисадной паренхимы листового влагалища с проблематичными образованиями, заполняющими одну из клеток (увел. 100), обр. ГИН 3760/6 (голотип), преп. «а»; *6* — поперечный разрез листового влагалища (увел. 100), видны проводящие пучки и палисадная паренхима, обр. ГИН 3760/6 (голотип), преп. «а».

1 р. 50 к.

YU

Индекс
70056